Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	28	89–124	München, 15. 12. 1988

Die Peyssonneliaceen (auct.: Squamariaceae; Rhodophyceae) der Kreide und des Paläogen der Ostalpen

Von Esmail Moussavian*)

Mit 1 Abbildung, 1 Tabelle und 5 Tafeln

Kurzfassung

Aus der Kreide und dem Paläogen der Ostalpen werden eine Anzahl fossiler Peyssonneliaceen (Rhodophyceae) systematisch beschrieben und stratigraphisch sowie palökologisch ausgewertet. Der erste Abschnitt der Arbeit beschäftigt sich mit den Bestimmungskriterien und der Gliederung rezenter und fossiler Peyssonneliaceen. Die rezenten Peyssonneliaceen sind dünnkrustige, großenteils unverkalkte Rotalgen, deren Bestimmungskriterien im wesentlichen auf der Struktur und Position der Sporangien, dem Fehlen bzw. Vorhandensein von Rhizoiden und auf der Gewebestruktur basieren. Die Bestimmungskriterien fossiler Formen sind dagegen auf die Gewebe- und Zellstruktur beschränkt, da ihre Fortpflanzungsorgane und Rhizoiden ebensowenig verkalkt waren wie die der rezenten Arten.

In den unterschiedlichen Ablagerungen der Nördlichen Kalkalpen und des Helvetikum kommen insgesamt 9 Arten vor, die 3 Gattungen zugeordnet wurden:

Die Gattung *Crassethelia* Moussavian ist durch eine einzige Art, nämlich *C. suevica* Moussavian 1985 (Unterkreide) vertreten. Ihr Thallus besitzt einen *Pseudolithothamnium*-ähnlichen aber schmächtigeren, basalen Hypothallus und einen erheblich mächtigeren, einheitlichen, kortikalen Perithallus. Diese Art scheint als einzige fossile Form verkalkte Sporangien entwikkelt zu haben.

Die Gattung *Pseudolithothamnium* Pfender wird hier angesichts der Aufstellung einer zweiten Art neu definiert. Sowohl die Typusart *Ps. album* Pfender 1936 (Kreide – Miozän) als auch die neue Art *Ps. albiforme* n. sp. (Unterkreide) besitzen einen Hypothallus, der aus einer Zentralschicht und daraus an beiden Seiten springbrunnenartig hervorgehenden Zellfäden aufgebaut ist. Der Perithallus von *Ps. album* besteht aus einer oder mehreren dünnen und scharf ausgeprägten, multistromatischen Zuwachszonen, der Perithallus der neuen Art dagegen ist erheblich mächtiger und besteht aus zahlreichen, abwechselnd dünnen und dicken Zuwachszonen („Repetitionsgewebe"). Der Strukturaufbau der beiden Arten zeigt, daß die Gattung *Pseudolithothamnium* weder mit der Gattung *Ethelia* Weber van Bosse noch mit der Gattung *Polystrata* Heydrich kongenerisch ist.

Die Gattung *Peyssonnelia* Decaisne ist durch 6 Arten vertreten. Außer *P. antiqua* Johnson 1964 (Mittelpaleozän – unteres Mitteleozän) kommen noch folgende neue Arten vor:

P. praeantiqua n. sp. (oberste Kreide – Unterpaleozän) weist ein undeutlich ausgebildetes Basalgewebe (Hypothallus) und ein zweiteiliges Kortikalgewebe (Perithallus) auf. Der untere Teil des Kortikalgewebes ist ähnlich aufgebaut wie der Perithallus von *P. antiqua*, der obere

*) Dr. E. Moussavian, Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität, Richard-Wagner-Straße 10, 8000 München 2.

Teil ist wesentlich mächtiger als der untere und ist im Spätstadium durch abwechselnd grobmaschige und feinmaschige Zonen gekennzeichnet.

P. taeniiformis n. sp. (Maastricht – Mitteleozän) besitzt einen relativ dünnen Thallus. Das einschichtige Basalgewebe ist kräftig ausgebildet und die daraus vertikal aufsteigenden Rindenfäden gehen nach Zellteilungen in der zweiten und dritten Reihe in je drei bis vier Fäden mit extrem flachen Zellen über.

P. bistrata n. sp. (Mittelpaleozän) dagegen hat einen mächtigen Thallus mit undeutlichem Hypothallus und exakt in zwei Teile differenziertem Perithallus. Der untere perithalliale Teil ist aus schräg bis bogig verlaufenden, sich mehrfach teilenden Rindenfäden aufgebaut, deren Zellen anfangs meist heterolog und lang sind, die dann aber nach oben hin allmählich kürzer und homologer werden. Der obere, feinmaschige Teil des Perithallus ist mächtiger als der untere Teil und besteht aus vertikalen Zellfäden.

P. reposita n. sp. (Mitteleozän – Oligozän) ist charakterisiert durch ihren „Repetitionsthallus", der aus mehreren aufeinanderfolgenden, nach demselben Muster aufgebauten Zuwachszonen zusammengesetzt ist. Die basale Zone erinnert an den Thallus von *P. antiqua*. Die oberen Zonen, die als obere perithalliale Teile angesehen werden können, gleichen unreifen Sprossen und sind um so weniger differenziert, je jünger sie sind.

P. rara n. sp. (Obereozän) besitzt einen relativ mächtigen Thallus, der aus einem deutlich ausgebildeten Hypothallus und einem, in zwei kontinuierlich ineinander übergehende Teile differenzierten Perithallus aufgebaut ist. Der untere perithalliale Teil besteht aus schräg aber regelmäßig verlaufenden, sich nach oben gabelnden Zellfäden. Der obere, mächtigere Teil ist einheitlich ausgebildet und zeigt feinzellige, vertikal angeordnete Fäden.

Abstract

From the Cretaceous and Paleogene of the Eastern Alps some fossil Peyssonneliaceans are described, and stratigraphically and palecologically evaluated.

The first part of this paper deals with criteria of determination and classification of recent and fossile Peyssonneliaceans. The living Peyssonneliaceans are thin crusted, mainly uncalcified, red algae. Their classification is based essentially on the structure and position of the sporangia, on the absence or presence of rhizoids and on the structure of the tissue. In comparison, the determinating criteria of fossil forms are generally restricted to the structures of tissue, because their reproductive organs and their rhizoids were much less calcified than those of the recent species. In the various sediments of the Northern Calcareous Alps and the Helveticum altogether 9 species belonging to 3 genera are found: The thallus of the monotypic genus *Crassethelia* Moussavian (Lower Cretaceous), possesses a *Pseudolithothamnium*-like but thinner, basal tissue (hypothallus). Characteristic of the type species *Crassethelia suevica* Moussavian 1985 (Lower Cretaceous), is its very thick, homogenous, cortical tissue. This species seems to be the only fossil with calcified sporangia.

As a consequence of the establishment of a second species, the genus *Pseudolithothamnium* Pfender is emended. The type species *Ps. album* Pfender 1936 (Lower Cretaceous – Miocene), and the new species *Ps. albiforme* n. sp. (Lower Cretaceous), both show a hypothallus with a central cell layer which radiate threads both upwards and downwards (fountain-like arrangement). The cortical tissue of the type species is reduced to one or a few thin, multistromatic, and always distinct layers, whereas the one of the new species is very thick and composed of mostly alternating thick and thin layers ("repetitive thallus"). The structure of both species shows that the genus *Pseudolithothamnium* can not be congeneric neither with the genus *Ethelia* Weber van Bosse nor with the genus *Polystrata* Heydrich.

The genus *Peyssonnelia* DECAISNE is represented by 6 species. Excluding *P. antiqua* JOHNSON 1964 (Middle Paleocene – lower Middle Eocene) the 5 new species are as follows:

P. praeantiqua n. sp. (Uppermost Cretaceous – Lower Paleocene), has an indistinct basal layer (hypothallus) and a cortical tissue, (perithallus), which is differentiated into two parts. The lower part with oblique cell threads has the same structure as the one of P. antiqua. The upper part is essentially thicker and in the late growth phase characterized by alternating coarse-meshed and fine-meshed zones.

P. taeniiformis n. sp. (Maastrichtan – Middle Eocene), possesses a relatively thin thallus consisting of a distinct hypothallus from which arise vertical cell threads of the perithallus. These divide towards the top into three or four threads with extremely flattened cells.

P. bistrata n. sp. (Middle Paleocene) shows a relatively thick thallus which consists of an indistinct hypothallus and an exact in two parts differentiated perithallus. The lower part is characterized by oblique to arcuate filaments which branch repeatedly towards the top. The lower cells are elongate and heterogenous, towards the top they become more and more shorter and uniform. The upper part is thicker and has fine-meshed tissue consisting of vertical cell threads.

The thallus of *P. reposita* n. sp. (Middle Eocene – Oligocene) is composed of several successive layers or growth zones which are principally built up in the same pattern ("repetitive Thallus"). The basal zone is similar to the thallus of P. antiqua. The upper layers are less developed and therefore structurally less differentiated than the basal zone.

P. rara n. sp. (Upper Eocene) has a relatively thick thallus consisting of a distinct hypothallus and a structurally differentiated perithallus. From the hypothallus arise oblique but regularly arranged cell threads which biforcate towards the top and gradually become the vertically arranged cell threads of the upper perithallial part. This cortical part is thicker than the lower one and shows an homogenous tissue.

Inhalt

1. Einleitung ... 92
   1.1 Problemstellung ... 92
   1.2 Geologischer Rahmen und Untersuchungsmaterial ... 92
2. Bestimmungskriterien und Gliederung der rezenten und fossilen Peyssonneliaceen ... 93
   2.1 Rezente Peyssonneliaceen ... 93
   2.2 Fossile Peyssonneliaceen ... 95
3. Systematische Beschreibung fossiler Peyssonneliaceen ... 97
   Gattung *Crassethelia* MOUSSAVIAN ... 97
   Crassethelia suevica MOUSSAVIAN ... 97
   Gattung *Pseudolithothamnium* PFENDER ... 98
   Pseudolithothamnium album PFENDER ... 100
   Pseudolithothamnium albiforme n. sp. ... 101
   Gattung *Peyssonnelia* DECAISNE ... 103
   Peyssonnelia praeantiqua n. sp. ... 103
   Peyssonnelia taeniiformis n. sp. ... 105
   Peyssonnelia antiqua JOHNSON ... 106
   Peyssonnelia bistrata n. sp. ... 106
   Peyssonnelia reposita n. sp. ... 108
   Peyssonnelia rara n. sp. ... 109
4. Vorkommen und Stratigraphie ... 110
5. Lebensmilieu ... 113
6. Schriftenverzeichnis ... 115

1. Einleitung

1.1 Problemstellung

Vor kurzem beschrieb der Verfasser eine neue Gattung der Familie Peyssonneliaceae (auct: Squamariaceae) aus der Unterkreide (Moussavian 1985). Hier sollen nun alle erkannten Arten der Kreide und des Paläogen zusammen beschrieben, systematisch eingeordnet sowie stratigraphisch und palökologisch ausgewertet werden.

Aus der Kreide und dem Paläogen wurden bisher nur sechs Peyssonneliaceen-Arten festgestellt bzw. erwähnt. Außer *Pseudolithothamnium album* Pfender 1936 und *Crassethelia suevica* Moussavian 1985 berichtete Lemoine (1969–70) von drei weiteren kretazischen Arten: „*Cruoriella* sp. 1" (Apt-Alb), „*Cruoriella* sp. 2" (Maastricht) und „*Peyssonnelia* sp. 1" (Maastricht). Aufgrund deren fragmentarischer Erhaltung beschränken sich Lemoines Beschreibungen im wesentlichen auf die Struktur einzelner, perithallialer Zellreihen. Aus dem Paläogen wurde bisher nur die Art *Peyssonnelia antiqua* Johnson 1964 beschrieben.

In der vorliegenden Arbeit werden insgesamt neun Arten dieser Familie aus den Ostalpen beschrieben. Es handelt sich um drei bekannte und sechs neue Arten.

Neben *Crassethelia suevica* und *Pseudolithothamnium album* erscheint in der höheren Unterkreide eine weitere Art, die aufgrund ihrer strukturellen Übereinstimmung mit der letztgenannten als *Pseudolithothamnium albiforme* n. sp. bezeichnet wird. In den ostalpinen Gesteinen des Zeitbereiches Barrème-Campan konnten trotz umfangreichen Materials keine *Peyssonnelia*- bzw. *Cruoriella*-Arten festgestellt werden. Nur in den Maastricht-Gesteinen treten zwei *Peyssonnelia*-Arten auf, die in manchen paleozänen Biostromen und Biohermen häufiger und in situ gewachsen vorkommen. Diese Formen werden hier als zwei neue Arten aufgestellt: *Peyssonnelia praeantiqua* n. sp. und *Peyssonnelia taeniiformis* n. sp. Im mittleren Paleozän erscheint neben *P. antiqua* Johnson 1964 eine weitere neue Art: *Peyssonnelia bistrata* n. sp. Ab dem höheren Eozän treten zwei weitere Arten auf. Der Autor ist der Ansicht, daß es sich auch bei diesen beiden Formen um zwei klar erkennbare neue Arten handelt und bezeichnet sie als *P. reposita* n. sp. und *P. rara* n. sp.

Im vorliegenden Beitrag werden zunächst Bestimmungskriterien und Gliederung der rezenten und fossilen Peyssonneliaceen ausführlich diskutiert. In den daran anschließenden Kapiteln folgen die systematische Beschreibung der fossilen Arten sowie die stratigraphische und palökologische Auswertung.

1.2 Geologischer Rahmen und Untersuchungsmaterial

Aus dem Ostalpenraum, dem Hauptuntersuchungsgebiet, wurden verschiedene autochthone und allochthone, an unterschiedliche tektonische Einheiten gebundene Kreide- und Paläogen-Gesteine systematisch so beprobt, daß eine, vom Barrème bis zum Oligozän hinaufreichende, wenn auch nicht lückenlose Flachwassersedimentation belegt werden konnte. Von diesen Proben wurden mehrere tausend Dünnschliffe angefertigt. Ergänzende Untersuchungen erfolgten an jurassischen und oberkretazischen Gesteinen des außeralpinen süddeutschen Raumes sowie an weiteren jurassischen bis miozänen Flachwassersedimenten des alpin-mediterranen Raumes. Zu vergleichenden anatomischen Untersuchungen wurden rezente und subrezente Proben aus dem Mittelmeer, dem Roten Meer und von der Insel Timor (Indonesien) herangezogen.

Das Alter der untersuchten alpinen Gesteine ist durch stratigraphische Arbeiten anderer Autoren teilweise relativ genau bestimmt worden. Es handelt sich in der Hauptsache um autochthone Sedimente der Kreide und des Paläogen. Diese wurden trotzdem mikropaläontologisch überprüft, um eine möglichst sichere Datierung zugrundelegen zu können. Die Altersbestimmung eines Teiles der autochthonen Gesteine sowie der meisten allochthonen (umgelagerten) Sedimente stützt sich im wesentlichen auf Ergebnisse eigener mikropaläontologischer Untersuchungen. Als wertvollste Faunenelemente gelten die Foraminiferen, mit denen die Rotalgen parallelisiert wurden. Es wird auf die fazielle Beschreibung und die Altersbestimmung einzelner Schichten verzichtet, da dies hier zu weit führen würde und für spätere Arbeiten im Zusammenhang mit Corallinaceen vorgesehen ist. In der vorliegenden Arbeit werden lediglich die Verbreitung sowie die stratigraphischen Reichweiten einzelner Arten kurz angegeben.

Das gesamte Untersuchungsmaterial wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie (München) aufbewahrt (Inv.-Nr. 1983 XX und 1984 XX).

2. Bestimmungskriterien und Gliederung der rezenten und fossilen Peyssonneliaceen

2.1 Rezente Peyssonneliaceen

Die rezenten Peyssonneliaceen sind dünnkrustige, großenteils nicht verkalkte Rotalgen mit oder ohne Rhizoiden. Im Gegensatz zu den Corallinaceen sind die Angehörigen dieser Familie wenig erforscht. Dies trifft besonders auf ihre Fortpflanzungsorgane zu, die sich dem allgemeinen Erkenntnisstand zufolge entweder innerhalb einer Anlage, dem sogenannten Nemathecium, bilden, das vertikale Zellfäden (Paraphysen) beinhaltet oder aber in Sori, das heißt auf der Thallusoberfläche zerstreut oder in Reihen vorkommen, ohne sich morphologisch abhebende Anlagen bilden zu können. Weibliche Fortpflanzungsorgane sind bisher nur von manchen Peyssonnelia-Arten bekannt. Von den meisten Gattungen dieser Familie sind lediglich die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane erforscht.

Die Gliederung der rezenten Peyssonneliaceen in Gattungen basiert im wesentlichen auf folgenden Kriterien:

- Struktur und Lage der Sporangien
- Vorhandensein oder Fehlen von Rhizoiden
- Struktur des Gewebes

Über die Frage, welche Gattungen zu dieser Familie gehören, herrscht nach wie vor Unklarheit bzw. Uneinigkeit. Auch die Selbständigkeit bzw. Synonymie mancher Gattungen ist nicht gesichert. Die neueren Untersuchungen stellten zwar einige wichtige systematische Probleme klar, brachten aber zugleich neue Schwierigkeiten mit sich. Dies bedarf einer ausführlicheren Erklärung.

Die Bezeichnung Squamariaceae Agardh 1852 leitete sich von der Gattung Squamaria Zanardini 1841 her (s. Agardh 1876, Denizot 1968), die, wie sich später herausstellte, zusammen mit weiteren Gattungen ein Synonym der Gattung Peyssonnelia Decaisne 1841 darstellt. Aus diesem Grund war auch die Familienbezeichnung Squamariaceae illegitim. Weber van Bosse (1913, 1921) und Kylin (1956), die diese Algengruppe nach zum Teil unterschiedlichen Gesichtspunkten gliederten und ergänzten, behielten diese Bezeichnung bei, obwohl sie das Problem erkannt hatten. Kylin ordnete die bis dahin zu dieser Familie gestellten Gattungen drei Familien zu, die in zwei Ordnungen untergebracht werden:

Ordnung: Cryptonemiales
Familien: Hildenbrandtiaceae (eine Gattung) und Squamariaceae (neun Gattungen).
Ordnung: Gigartinales
Familie: Cruoriaceae (vier Gattungen).

Die wichtigsten Squamariaceen stellen die Gattungen *Peyssonnelia* und *Ethelia* Weber van Bosse (1913, 1921), die durch unverkalkte und unterschiedlich verkalkte Arten bzw. durch vollständig verkalkte Arten vertreten sind. Hinzuzufügen sind die von Kylin als Synonyme für *Peyssonnelia* angesehenen Gattungen *Cruoriella* Crouan 1859 mit unverkalkten bis teilweise verkalkten Arten und *Polystrata* Heydrich 1905 mit ihrer vollständig verkalkten Typusart. Die Fortpflanzungsorgane der verkalkten Arten sind meist nicht verkalkt. Kalzifizierte Sporangien sind bisher nur bei wenigen Arten beobachtet worden, z. B. bei *Polystrata dura* und *Ethelia fosliei*. Der sich in den Zellwänden abscheidende Kalk ist stets in Form von Aragonit ausgebildet.

Die meisten dieser Gattungen besitzen einen Peyssonnelia-ähnlichen Gewebeaufbau, d. h. sie weisen ein ein- bis zweischichtiges Basalgewebe (Hypothallus) und ein aus vertikal bis schief angeordneten Zellfäden bestehendes Rindengewebe (Perithallus) auf (Taf. 1/5–6). Der Unterschied zwischen diesen Gattungen wird, abgesehen von der Struktur und Lage der Sporangien sowie vom Vorhandensein bzw. Fehlen von Rhizoiden, in der Anzahl der basalen Zellreihen und in der unterschiedlichen Struktur bzw. Anordnung der Rindenfäden gesehen. Nur wenige Gattungen sind durch ein Zentralgewebe („Mesothallus") und zwei Randgewebe („Perithalli") gekennzeichnet (Taf. 1/1–4). Hierzu gehören die Gattung *Ethelia* mit einschichtigem und die Gattung *Coriophyllum* mit vielschichtigem „Mesothallus".

Zur Familie Cruoriaceae stellte Kylin Gattungen mit ausschließlich unverkalkten Arten, deren vertikale Zellfäden entweder „in Gallerte eingebettet und lose miteinander verbunden" *(Cruoria, Cruoriopsis)* oder „miteinander fest verwachsen sind" *(Petrocelis, Haematocelis)*.

Das Hauptproblem der alten Systematik war, daß über Jahrzehnte hinaus immer wieder neue Arten und Gattungen aufgestellt wurden, die offensichtlich meist nicht gründlich untersucht und nicht miteinander verglichen bzw. gegeneinander abgegrenzt worden waren. Dies gab Anlaß zu den unterschiedlichsten Deutungen der Gattungen. Nach Denizot (1968) sind die in der Literatur herrschenden Verwirrungen einerseits durch unrichtige Interpretation oder Unkenntnis der bereits beschriebenen Arten und Gattungen und andererseits durch die falsche Bestimmung der für neue Gattungen aufgestellten Typusarten verursacht worden. Dies veranlaßte Denizot dazu, eine neue Systematik vorzuschlagen:

Bei der Gattung *Cruoriopsis* Dufour 1865 handelt es sich nach der Autorin um ein Synonym der falsch verstandenen Gattung *Cruoriella*. Ferner sei die von Heydrich aufgestellte, aber falsch diagnostizierte Gattung *Polystrata* die legitime Gattungsbezeichnung für die fossile Gattung *Pseudolithothamnium* und die rezente Art *Ethelia fosliei* (nähere Erklärung siehe später). Denizot faßt die so definierten Gattungen *Peyssonnelia, Cruoriella* und *Polystrata* zu einer neuen Familie, nämlich Peyssonneliaceae, zusammen. Die übrigen Gattungen betrachtet sie teils als Angehörige anderer Familien, teils als Formen unsicherer systematischer Stellung (z. B. *Ethelia)*. Diese neue Familienbezeichnung wird nach und nach anstelle des illegitimen Namens Squamariaceae allgemein anerkannt. Uneinigkeit herrscht jedoch noch in manchen Synonymiefragen und in der Einschränkung der Peyssonneliaceae im Sinne von Denizot. Welche Gattungen die Familie der Peyssonneliaceen umfassen soll, fällt in die Zuständigkeit der Botaniker. Allerdings teilt der Verfasser in manchen Punkten, die im nächsten Kapitel diskutiert werden, nicht die Ansicht der oben genannten Autorin.

2.2 Fossile Peyssonneliaceen

Die Rhizoide und Fortpflanzungsorgane fossiler Peyssonneliaceen scheinen genausowenig verkalkt bzw. erhaltungsfähig zu sein wie die ihrer heutigen Nachfahren. In seltenen Fällen lassen sich Strukturen erkennen, die mit Fortpflanzungsorganen in Verbindung gebracht werden können, wie dies offensichtlich bei *Crassethelia* der Fall ist (s. Beschreibung). Bei den übrigen Formen jedoch waren die Reproduktionsorgane wohl kaum verkalkt, da trotz intensiver Suche bei unzähligen Individuen nichts dergleichen nachgewiesen werden konnte.

Die Bestimmungskriterien fossiler Peyssonneliaceen sind daher in der Regel auf verkalkte Gewebe- und Zellstrukturen beschränkt. Diese reichen jedoch im allgemeinen aus, um die Arten zu bestimmen und systematisch einzuordnen, vorausgesetzt, die Thalli wurden in den verschiedenen Wachstumsstadien vom unreifen Zustand bis zur Verzweigung gründlich untersucht. Der Grund hierfür liegt darin, daß die artcharakterisierenden Merkmale selten in einem einzigen Wachstumsstadium vorhanden sind.

Es scheint so zu sein, daß die fossilen Formen auf diejenigen Gattungen beschränkt sind oder zumindest deren Vorfahren bzw. enge Verwandte verkörpern, die heute noch verkalkte Arten entwickeln. Bei den kretazischen und paläogenen Formen handelt es sich einerseits um die Gattungen *Peyssonnelia* und eventuell um *Cruoriella* und andererseits um die den rezenten Arten wie *Ethelia fosliei* phylogenetisch nahestehenden Gattungen *Crassethelia* und *Pseudolithothamnium*.

Diese Peyssonneliaceen lassen zwei, sich bereits in der Unterkreide herausentwickelnde und bis heute fortbestehende phylogenetische Linien erkennen, die ihren Ausdruck in zwei unterschiedlichen Gewebestrukturen gefunden haben:

Crassethelia, *Pseudolithothamnium* und rezente Arten wie *Ethelia fosliei* weisen einen basalen Hypothallus auf, der durch eine mehr oder weniger ausgeprägte Zentralschicht mit daraus nach außen hervorgehenden Zellfäden gekennzeichnet ist. Die Gattungen *Peyssonnelia*, *Cruoriella* und weitere ähnliche rezente Gattungen besitzen dagegen einen einschichtigen basalen Hypothallus. Diese beiden phylogenetischen Linien sollten grundsätzlich als zwei Unterfamilien angesehen werden (Ethelioideae oder Pseudolithothamnioideae und Peyssonnelioideae). Nachdem aber die systematische Stellung einiger rezenter Gattungen und der fossilen Gattung Pseudolithothamnium ungeklärt bzw. umstritten ist, sollen sie vorerst als Formgruppen angesprochen werden.

Zur Bestimmung der Strukturmerkmale

Die dünnkrustigen Thalli der Peyssonneliaceen weisen in zwei senkrecht zueinander stehenden, transversal verlaufenden Schnittebenen unterschiedliche Struktur auf.

In Abb. 1 ist das Gewebe von *Peyssonnelia antiqua* und von *Pseudolithothamnium album* stellvertretend für zwei Gewebe-Grundtypen in solchen Schnittebenen a und b schematisch dargestellt. Die für die Taxonomie entscheidenden Strukturmerkmale sind nur in der Schnittebene a zu sehen, wo die Entwicklung der Zellfäden, ausgehend von der langzelligen Zentralschicht *(Ps. album)* bzw. Basalschicht *(P. antiqua)*, gut zu beobachten ist. In der senkrecht dazu stehenden Schnittebene b sind die proportional schmäleren Zellen mehr oder weniger regelmäßig übereinander angeordnet. In dieser Schnittebene lassen sich die in der Schnittlage a erscheinenden, artcharakterisierenden Zellfädenverzweigungen nicht mehr feststellen. Man kann diese Schnittlagen mit Massieux & Denizot 1964 wie folgt ansprechen:

Schnitt a: Transversalschnitt parallel zur Längsachse;

Schnitt b: Transversalschnitt senkrecht zur Längsachse.

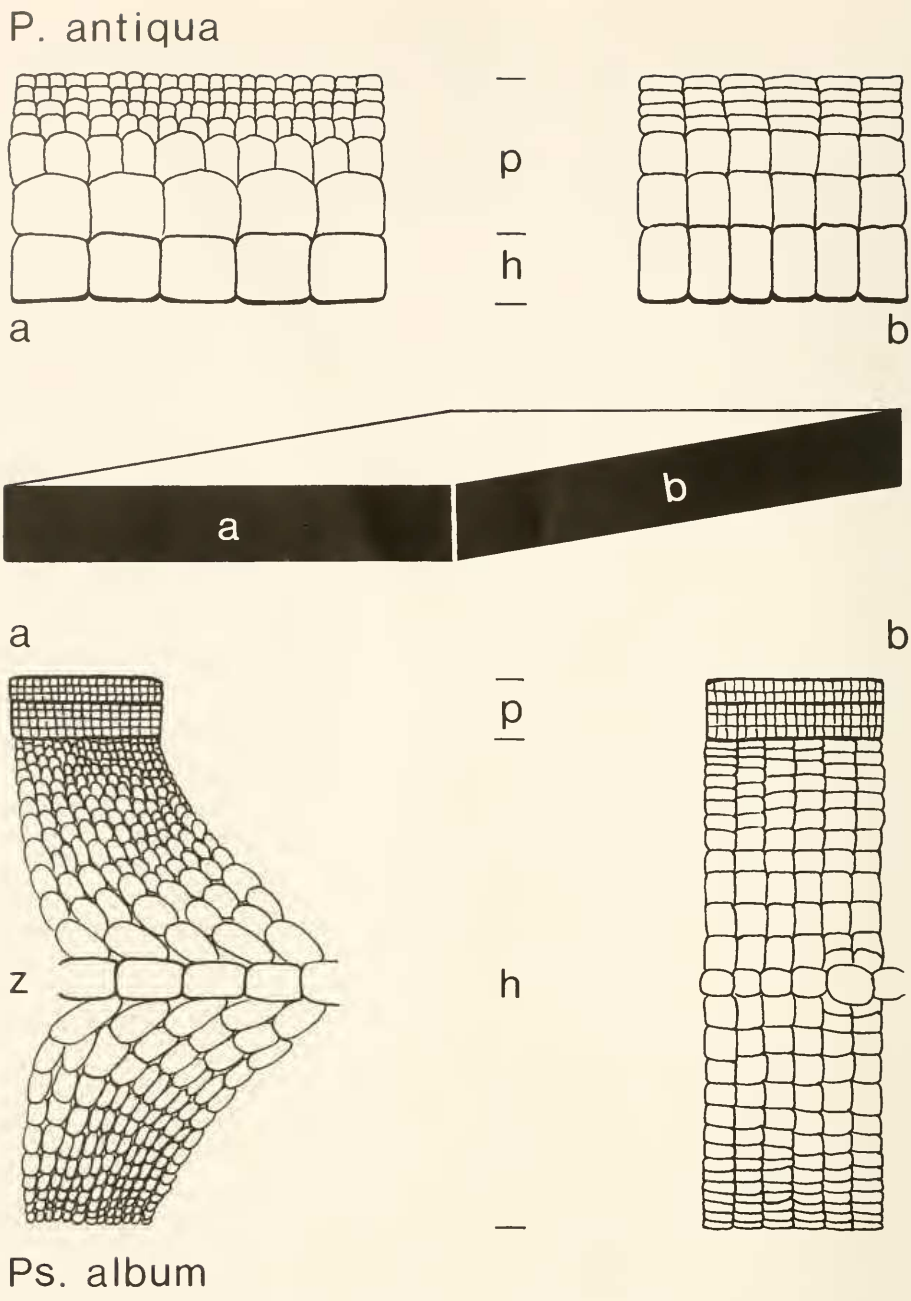


Abb. 1: Schematische Darstellung der Gewebestruktur von *Peyssonnelia antiqua* und *Pseudolithothamnium album* im Longitudinalschnitt (a) und Transversalschnitt (b).
h = Hypothallus, p = Perithallus, z = Zentralschicht.

Eine einfachere Bezeichnung schlägt Denizot (1968) vor: Longitudinalschnitt und Transversalschnitt.

Nur die longitudinale Schnittlage ist also für die Bestimmung der Strukturmerkmale von entscheidender Bedeutung. Grundsätzlich sollten jedoch auch andere Schnittlagen herangezogen werden, damit nähere Kenntnisse über den räumlichen Aufbau des Gewebes und seiner einzelnen Elemente gewonnen werden.

Bei den anschließend beschriebenen Merkmalen der Gattungen und Arten handelt es sich in der Regel um Strukturmerkmale in longitudinalen Schnittlagen, die daher nicht extra erwähnt werden. Wird die Gewebestruktur in anderen Schnittebenen betrachtet, so werden diese stets genannt.

3. Systematische Beschreibung fossiler Peyssonneliaceen

Klasse Rhodophyceae Ruprecht 1851
Unterklasse Florideophycidae Lamouroux 1813 in Engler 1892
Ordnung Cryptonemiales Schmitz in Engler 1892
Familie Peyssonneliaceae Denizot 1968
Gattung *Crassethelia* Moussavian 1985

Der Thallus ist differenziert in ein Basalgewebe (Hypothallus) und ein Rindengewebe (Perithallus). Der durch eine Zentralschicht mit daraus nach außen divergierenden Zellfäden charakterisierte Hypothallus ist ähnlich aufgebaut wie der von *Pseudolithothamnium,* ist aber schmächtiger. Das hervorstechendste Merkmal dieser Gattung ist der enorm mächtig werdende Perithallus, der dem Perithallus der inkrustierenden Corallinaceen gleicht. Derartiges Kortikalgewebe fehlt bei anderen Gattungen der Peyssonneliaceen.

Sporangien: Offenbar verkalkt, im perithallialen Gewebe verstreut.

Crassethelia suevica Moussavian 1985
(Taf. 1/7–8, Taf. 2/1)

1985: *Crassethelia suevica* n. g., n. sp. – Moussavian, E., S. 75–88, Taf. 1, Abb. 1.

Beschreibung:

Hypothallus: Die Zentralschicht des Basalgewebes (um 100 µm) ist aus länglichen, überwiegend vier- bis fünfeckigen Zellen (8–11× 25–32 µm) aufgebaut. Größere hohlraumartige Zellen („cavités") wie bei *Pseudolithothamnium album* fehlen offensichtlich in der Zentralschicht. Von beiden Seiten der Zellen der Zentralschicht gehen Zellfäden springbrunnenartig nach außen hervor, die sich mehrfach verzweigen können und deren Zellen kontinuierlich kleiner werden (Taf. 2/1).

Perithallus: Der Perithallus entwickelt sich aus den oberen hypothallialen Zellfäden und kann bis zu mehrere Zentimeter mächtig werden. Bei homogenem Wachstum erscheint das Gewebe wie ein gleichmäßiges Maschenwerk, das an ein Leinengewebe erinnert (Taf. 1/7, Taf. 2/1). Die Zellen sind meist fast ebenso breit wie hoch (8–12× 10–15 µm). In den infolge des fortschreitenden Wachstums des Perithallus herausgebildeten langen Protuberanzen sind die Zellen im medullaren Bereich wesentlich länger und in gebogenen Reihen angeordnet, die nach außen allmählich schmäler werden und in die Zellreihen des feinmaschigen Kortikalbereiches übergehen (Taf. 1/8).

Ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane (Taf. 2/1): In einem Alb-Geröll der basalen Gosau von Oberwössen liegt ein fragmentarisches Exemplar vor, bei dem es sich anscheinend um *C. suevica* handelt. Im Bereich seines Perithallus treten verstreut zahlreiche ovale bis längliche Gebilde (30–40× 40–80 μm) auf, die mit den sporangialen Reproduktionsorganen rezenter Peyssonneliaceen vergleichbar sind. Insbesondere die gelegentlich erkennbaren Quer- bis Schrägteilungen legen die Vermutung auf Tetrasporangien nahe.

Gattung *Pseudolithothamnium* Pfender 1936 n. emend.

Die Gewebestruktur und die systematische Zugehörigkeit von *Pseudolithothamnium* wurden bereits von verschiedenen Autoren ausführlich diskutiert. Trotzdem herrscht darüber bis heute keine Einigkeit. Die derzeitige Gattungsdiagnose sowie die Synonymie-Ansichten gründen sich auf die Gewebestruktur einzelner Sprosse der Art *Ps. album*, welche bisher die einzige bekannte Art dieser Gattung war. In der höheren Unterkreide wurde nun eine neue Form gefunden, deren abweichender Gewebeaufbau Anlaß zur Aufstellung einer neuen Art gibt. Diese neuen Erkenntnisse führten zwangsläufig zu einer Ergänzung der alten Gattungsdiagnose, die im folgenden definiert wird.

Thallus dünn und einfach oder mächtig und repetitiv.

Hypothallus differenziert in eine Zentralschicht mit hohlraumartigen, großen Zellen und daraus nach außen divergierenden, homologen Zellfäden.

Perithallus bestehend aus meist einer, seltener mehreren dünnen, scharf markierten Wachstumszonen ..... *Ps. album*
Perithallus mächtig, bestehend aus zahlreichen, ausgeprägten, in der Regel abwechselnd dünnen und dicken Wachstumszonen („Repetitionsgewebe") ..... *Ps. albiforme* n. sp.

Gewebeterminologie: Die bisherige Gattungsdiagnose wird entsprechend der Gewebeterminologie von *Ethelia* Weber van Bosse (1913, 1921) definiert. Dementsprechend wird die zentrale Zellschicht mit „Mesothallus" und die kortikalen Zellfäden als „unterer und oberer Perithallus" angesprochen. Der Verfasser wandte sich vor kurzem gegen diese Deutung, da sie weder für *Pseudolithothamnium* noch für ähnliche rezente Formen zutreffend ist (Moussavian 1985).

Als Mesothallus und Perithallus sollten selbständige Gewebeteile bezeichnet werden, die sich nicht nur funktionsbiologisch, sondern auch gewebestrukturell voneinander unterscheiden und stets die gleiche Zellanordnung entwickeln. Die Zentralschicht und die daraus hervorgehenden Zellfäden von *Pseudolithothamnium album* stellen ein kompakt aufgebautes Gewebe dar, wobei nur unter günstigen Wachstumsbedingungen eine klare Abgrenzung zwischen Zentralschicht und Zellfäden gegeben ist. Dagegen hebt sich, wie später beschrieben wird, nur der obere kortikale Teil eines solchen Thallus vom übrigen Gewebe scharf ab. Dieses Kortikalgewebe, das allerdings nur bei ausgewachsenen Individuen voll entwickelt ist, stellt im allgemeinen einen reduzierten Perithallus dar. Der mächtige, repetitive Perithallus von *P. albiforme* n. sp. zeigt, daß die hier angewandte Gewebeterminologie zutreffender ist als die bisherige.

Grundsätzliches zur Synonymie

Massiéux & Denizot (1962, 1964) kamen nach vergleichenden Untersuchungen an *Ethelia fosliei* und *Pseudolithothamnium album* zu dem Schluß, daß *Pseudolithothamnium* ein älteres Synonym für *Ethelia* sei.

Während diese Auffassung von den meisten Algologen akzeptiert wurde, plädierten z. B. Segonzac (1963) und Beckmann & Beckmann (1966) für die Trennung der beiden Gattungen. Als Hauptgrund hierfür wurde die fehlende Kenntnis von Lebenszyklus und Fortpflanzungsorganen von *Pseudolithothamnium* angegeben (so z. B. Beckmann & Beckmann). Die Gattung *Ethelia* war aber, wie bereits angedeutet, wie manch andere Gattungen dieser Algengruppe revisionsbedürftig, da die hierzu zählenden Arten nur mangelhaft studiert wurden und ihre Gattungszugehörigkeit daher unsicher ist:

Weber van Bosse stellte 1913 die Untergattung *Peyssonnelia (Ethelia)* mit der sehr schematisch dargestellten Art *P. (E.) biradiata* auf. 1921 erhob die Autorin *Ethelia* zur Gattung und beschrieb die Art *Ethelia fosliei*. Dazu bemerkte sie (s. 258), daß diese als typischer Vertreter der Gattung anzusehen sei. Aus den unvollständigen Beschreibungen kann nicht geschlossen werden, daß die beiden Arten ein und derselben Gattung angehören. Die Art *E. fosliei* galt später als typische Art der Gattung, zumal sich die spätere Gattungsdiagnose mehr auf diese Art als auf die eigentliche Typusart bezog (s. z. B. Kylin 1956). 1968 gelangte Denizot zu einer völlig anderen Synonymie-Ansicht, wonach *E. biradiata* und *Ps. album* keinesfalls einer Gattung angehören:

E. fosliei und *Ps. album* seien mit der Art *Polystrata dura* Heydrich sehr eng verwandt und würden die gleiche Gattung vertreten wie diese. Allerdings sei die Bestimmung der Typusart und damit die Gattungsdiagnose Heydrichs falsch und müsse daher berichtigt werden.

Bei der Typusart *Polystrata dura* handelt es sich nach Heydrich um eine vollständig verkalkte Art, deren Thallus aus einem ein- bis zweischichtigen Basalgewebe und daraus nach oben in kurzen Bögen verlaufenden, dichotom geteilten Rindenfäden aufgebaut ist. Darauf gründet sich auch seine Gattungsdiagnose.

Nach Denizot ist das Gewebe von *P. dura* in Wirklichkeit in einen einschichtigen „Mesothallus" und zwei ungleiche „Perithalli" differenziert. Als „Mesothallus" wird die zweite Zellschicht angesehen, da ihre Zellen meist ebenso wie die der Zentralschicht von *E. fosliei* größer sind als die der benachbarten Reihen. Der „untere Perithallus" sei demnach einschichtig, während der „obere Perithallus" aus mehrzelligen Fäden bestehe. Der Unterschied zu *E. fosliei* und *Ps. album* liege darin, daß deren „Mesothallus" zentral angeordnet sei und die infolgedessen homologen „Perithalli" jeweils aus multizellularen Fäden bestünden.

Die neue Gattungsdiagnose von *Polystrata* lautet demnach wie folgt: „Gewebe differenziert in einen monostromatischen Mesothallus und zwei homologe oder inhomologe Perithalli".

Die systematische Stellung der Gattung *Ethelia* bleibt aber weiterhin unklar, da die Autorin bei *E. biradiata* weder Fortpflanzungsorgane noch eine klar erkennbare Gewebedifferenzierung feststellen konnte.

Die oben dargestellten Synonymievorstellungen können vom Verfasser aus folgenden Gründen nicht übernommen werden:

Die Arten *Polystrata dura* und *Pseudolithothamnium album*, Typusarten ihrer jeweiligen Gattungen, lassen sich aufgrund ihrer unterschiedlichen Gewebestrukturen nicht einer Gattung zuordnen. Ein wesentlicher Unterschied bleibt bestehen, gleichgültig, wie das Gewebe der beiden Arten interpretiert wird. Die zweite Zellschicht von *P. dura* mag zwar gewisse Ähnlichkeit mit der hypothallialen Zentralschicht von *Ps. album* zeigen, ist aber basal angeordnet und führt darüberhinaus keine hohlraumartigen größeren Zellen. Die daraus nach oben hervorgehenden, multizellularen Rindenfäden sind ähnlich wie bei den *Peyssonnelia*-Arten aufgebaut. Ein für *Ps. album* typisches Kortikalgewebe fehlt bei *P. dura*.

Dreh- und Angelpunkt der bisherigen Synonymieerwägungen zwischen *Pseudolithothamnium* und rezenten Gattungen ist die Art *Ethelia fosliei*, da sie große strukturelle Übereinstimmung mit *Ps. album* aufweist (Taf. 1/1–2). Aus diesem Grunde gehört sie ebensowenig zur

Gattung *Polystrata* wie die fossile Art. Doch auch die Unterschiede zwischen *Ps. album* und *E. fosliei* sind nicht unwesentlich. Die rezente Art entwickelt zwar einen ähnlich differenzierten Thallus, der gemäß der hier vorgenommenen Terminologie ebenfalls einen durch eine Zentralschicht gekennzeichneten Hypothallus und einen kortikalen Perithallus aufweist. Doch im Gegensatz zu *Ps. album* führt die hypothalliale Zentralschicht keine größeren Zellen und das perithalliale Kortikalgewebe besteht nicht aus scharf ausgeprägten, multistromatischen Wachstumszonen. Diese Unterschiede gestatten es nicht, die beiden Arten ein und derselben Gattung zuzuordnen.

Wie steht es nun mit der Gattung *Ethelia*, deren systematische Stellung unsicher sein soll? In der Tat kann sie weder durch die anscheinend falsche Bestimmung von Weber van Bosse noch durch die nicht ausreichende Beschreibung und die undeutlichen Detailaufnahmen von Denizot sicher reidentifiziert werden.

Vor einiger Zeit beschrieb der Verfasser eine, *E. fosliei* ähnliche, aus Timor stammende rezente Art (Moussavian 1985), die, legt man Denizots Angaben zugrunde, strukturelle Übereinstimmung mit *E. biradiata* aufweist (Taf. 1/3–4). Auch sie zeigt nämlich meist keine klar erkennbare Gewebedifferenzierung. Nur in seltenen Fällen und bei genauer Beobachtung ist zu erkennen, daß der Thallus in ein Basalgewebe und ein deutlich mächtiger werdendes Kortikalgewebe differenziert ist. Bei dieser Art kommt offensichtlich nur unter optimalen Bedingungen eine hypothalliale, sich nicht deutlich vom übrigen Gewebe abhebende Zentralschicht zum Vorschein, aus der beiderseits meist fast vertikal verlaufende Fäden hervorgehen. Inwieweit diese Form mit *E. biradiata* in Verbindung gebracht werden kann, muß aufgrund der oben genannten Unsicherheiten offen bleiben. Tatsache ist aber, daß auch diese Form deutliche Unterschiede zu *Ps. album* zeigt.

Allen bisherigen Kenntnissen nach gibt es also keinen stichhaltigen Hinweis auf die Synonymie von *Pseudolithothamnium* mit den rezenten Gattungen *Polystrata* und *Ethelia*. Außer den genannten Arten gibt es noch weitere subrezente und rezente Arten dieser Formgruppe, die noch weniger erforscht worden sind. Eine endgültige Klärung der phylogenetischen Beziehungen der rezenten Peyssonneliaceen dieser Formgruppe zueinander und zu *Pseudolithothamnium* sowie die Klärung der aktuellen Synonymiefragen kann dann erfolgen, wenn die rezenten Formen einer grundlegenden Revision unterzogen worden sind. Erst dann können neue Überlegungen angestellt werden, welchen Merkmalen generische und welchen spezifische Bedeutung beizumessen ist. Bis dahin soll die Gattung *Pseudolithothamnium* als selbständige Gattung beibehalten werden.

Pseudolithothamnium album Pfender 1936
(Taf. 2/2–3, Abb. 1)

1936: *Pseudolithothamnium album* nov. sp. – Pfender, J.; S. 330, Taf. 19.
1956: *Parachaetetes kahetii* sp. nov. – Maslov, V. P.; S. 112, Taf. 36/5, Text-Fig. 41.
1964: *Ethelia alba* (Pfender). – Massieux, M. & Denizot, M.; S. 31–42, Taf. 1–2.
1968: *Polystrata alba* (Pfender). – Denizot, M.; S. 161.

Beschreibung:

Ein reifer Thallus (meist 200–450 µm) besteht aus einem basalen, relativ mächtigen Hypothallus und einem reduzierten, kortikalen Perithallus, der in der Regel deutlich dünner ist als der Hypothallus (Taf. 1/2–3). Häufig finden sich jedoch unvollständig gewachsene bzw. unvollständig erhaltene Exemplare, die keinen Perithallus besitzen.

Hypothallus: Der Hypothallus weist bei idealem Wachstum eine zentral angeordnete Zellschicht auf, woraus beidseitig springbrunnenartig divergierende, sich nach außen verzwei-

gende Zellfäden hervorgehen. Gleichzeitig nehmen die Zellen nach außen kontinuierlich an Größe ab, so daß sie an beiden Rändern des Hypothallus ein feinmaschiges Gewebe bilden (Taf. 2/3, Abb. 1).

Im Bereich der Zentralschicht treten in unregelmäßigen Abständen hohlraumartige Zellen (um 50×80 μm) auf, die wesentlich größer sind als die benachbarten länglichen Zellen (Taf. 2/3, Abb. 1). Über die Natur dieser Gebilde, die insbesondere durch ihre exakt kreisrunde und dickwandige Form in Transversalschnitten auffallen, gehen die Meinungen auseinander. Pfender (1936) nahm damals an, daß es sich hierbei um Hohlräume der Fortpflanzungsorgane handelt, während Denizot (1968) sie als sekundäre, durch Fossilisation hervorgerufene Erscheinungen betrachtete. Nach Meinung des Verfassers dürften sie aber primär, das heißt von der Pflanze zur Lebzeit gebildet worden sein. Ihre Gestalt und Anordnung ist viel zu regelmäßig, um durch Diagenese oder Fremdkörper verursacht worden zu sein. Eine sekundäre Entstehung ist vor allem deshalb auszuschließen, weil sie sich genau ins Zellgewebe einfügen. Außerdem beinhalten sie gelegentlich mehrere zellartige Strukturen, die allerdings nicht weiter interpretiert werden können. Ob es sich bei diesen Gebilden um größere Zellen, etwa vergleichbar mit den Megazellen der Corallinaceen, handelt oder aber um irgendwelche Organe, muß offen bleiben.

Perithallus: Der feinmaschige, aus den äußersten Zellen der oberen Zellfäden des Hypothallus herausgebildete Perithallus ist durch eine scharfe Wachstumslinie markiert und besteht aus einer bis mehreren, im allgemeinen sehr dünnen Wachstumszonen (Taf. 2/3–4). Trichterförmige Vertiefungen, wie sie im perithallialen Gewebe der neuen Art systematisch auftreten, fehlen in der Regel bei *Ps. album* und kommen nur in Ausnahmefällen vereinzelt vor.

Verzweigung: Neue Sprosse bzw. Zweige entspringen den perithallialen Wachstumszonen. Sie können aus einer oder gleichzeitig aus mehreren inneren Wachstumszonen entstehen, indem diese in irgendeiner Richtung weiterwachsen und sich sofort zu einem neuen Sproß mit differenzierter Gewebestruktur entwickeln (Taf. 2/2). Sie können aber auch aus der obersten Wachstumszone in vertikaler Richtung hervorgehen, ohne daß sie sich nach der Bildung von der darunterliegenden Kruste loslösen. Auf diese Weise konnten die Individuen in den Riffen und Rhodolithen mehrere, auseinander entstandene und zusammengewachsene Krusten bilden (Taf. 2/3). Diese Wuchsform erinnert an den Thallus von *Ps. albiforme* n. sp. Das charakteristische Merkmal dieser Art jedoch ist, daß alle Sprosse und Zweige in der Regel sofort nach ihrer Entstehung, in seltenen Fällen spätestens nach einer kurzen Übergangsphase, einen vollständigen, durch eine Zentralschicht gekennzeichneten Hypothallus ausbilden.

Vergleiche:

Die strukturellen Unterschiede zu *Ps. albiforme* werden weiter unten abgehandelt. In der Oberkreide und im Paläogen gibt es keine andere Art, mit der *Ps. album* verwechselt werden könnte.

Pseudolithothamnium albiforme n. sp.
(Taf. 2/4–5)

Derivatio nominis: Die Bezeichnung *albiforme* (vom Artnamen album und lat. forma = Gestalt) soll die Ähnlichkeit dieser neuen Art mit der Typusart Ps. album verdeutlichen.

Holotypus: Exemplar im Schliff 1984 XX 91/6 (Taf. 2/4–5).

Paratypus: Exemplar im Schliff 1984 XX 91/7.

Stratum typicum: Urgon-Block, umgelagert in den Konglomeraten der basalen Gosau von Oberwössen.

Locus typicus: Aufschluß ca. 4 km SW Oberwössen (Chiemgau).

Alter: Alb.

Diagnose: Thallus mächtig und repetitiv. Hypothallus differenziert in eine Zentralschicht und daraus springbrunnenartig hervorgehende Zellfäden. Perithallus bestehend aus mehreren dünnen und dicken Wachstumszonen, die keine Differenzierung aufweisen.

Das bezeichnende, diese Art von *Ps. album* unterscheidende Merkmal liegt in ihrem repetitiv aufgebauten Perithallus. Die dicken perithallialen Wachstumszonen entsprechen dem basalen Hypothallus, sind aber aus vertikalen bis bogig verlaufenden Zellfäden aufgebaut.

Beschreibung:

Ps. albiforme n. sp. kommt sowohl als einfacher Sproß als auch als mächtiger, mehrlagiger, d. h. aus mehreren zusammengewachsenen, multistromatischen Wachstumszonen bestehender Thallus (bis einige cm) vor. Die einfachen Krusten stellen junge Sprosse, Thalluszweige oder Thallusbruchstücke dar, während die mehrlagigen und für diese Art charakteristischen Thalli ausgewachsene Individuen repräsentieren, die infolge des Dickenwachstums aus einfachen Krusten hervorgegangen sind (Taf. 2/4–5).

Hypothallus: Der Hypothallus weist bei guter Erhaltung ähnlich wie der von *Ps. album* eine zentral angeordnete Zellschicht auf, aus der beidseitig Zellfäden springbrunnenartig nach außen divergieren (Taf. 2/5). Die Zellen der Zentralschicht sind lang (meist 10–20×30–35 μm) und im allgemeinen kaum bzw. unbedeutend größer als die ersten Zellen der äußeren Fäden. Äußerst selten treten in der Zentralschicht im Transversalschnitt kreisförmige größere Zellen auf. Die fast immer dicht miteinander verwachsenen Zellfäden zeigen nicht selten einen leicht gewellten Verlauf und verzweigen sich in der Regel mehrfach nach außen.

Perithallus: Der Perithallus hebt sich stets scharf gegen den Hypothallus ab und besteht im jungen Stadium aus einer bis mehreren dünnen und feinmaschigen, multistromatischen Wachstumszonen (meist um 80 μm), die eine deutliche vertikale Zellanordnung zeigen. Die bezeichnenden Merkmale dieser Art lassen sich aber erst im Gewebeaufbau eines ausgewachsenen Thallus erkennen, bei dem der zunächst dünne Perithallus zahlreiche, unterschiedlich dicke Wachstumszonen nach oben entwickeln konnte (Taf. 2/4–5).

In der Regel, d. h. wenn ein Thallus bzw. ein Thallusteil homogen gewachsen ist, zeigt der Perithallus eine regelmäßige Abfolge dünner und dicker Wachstumszonen bzw. Krusten: Aus den, über dem basalen Hypothallus folgenden dünnen, perithallialen Lagen geht eine relativ dicke Wachstumszone hervor, die von einer bis mehreren dünnen Wachstumszonen abgelöst wird. Dieser Aufbau wiederholt sich nach oben fortwährend. Die dicken Wachstumszonen erinnern an den basalen Hypothallus, sind aber gering mächtiger (meist um 300 μm) und weisen keine Gewebedifferenzierung auf. Sie sind meist aus vertikalen bis in Bögen verlaufenden Zellfäden aufgebaut. Äußerst selten sind stellenweise Zellfädenbündel zu beobachten, die nach außen leicht divergieren. Alle dünnen Wachstumszonen dagegen besitzen ein feinmaschiges, aus vertikal angeordneten Zellfäden zusammengesetztes Gewebe.

Der reife Thallus von *Ps. albiforme* erweckt den Eindruck, als sei er aus zahlreichen zusammengewachsenen Sprossen aufgebaut. Solch ein, aus mehreren scheinbaren Sprossen aufgebauter Thallus wird daher hier als „repetitiver Thallus" oder „Repetitionsgewebe" angesprochen. Man kann die dicken Wachstumszonen des Perithallus im Vergleich zum basalen oder primären Hypothallus als „falsche Hypothalli" bezeichnen.

Als weiteres Merkmal dieser Art sind die zahlreichen trichterförmigen, oft übereinander folgenden Vertiefungen im Gewebe der perithallialen Lagen zu nennen (Taf. 2/4–5). Weil sie immer erst in den oberen Zonen zunehmend auftreten, scheinen sie eine Rolle bei der Stabilisierung des Algengerüstes gespielt zu haben.

Verzweigung: Die Verzweigung geht stets von einem der „falschen Hypothalli" aus, indem dieser beginnt, sich unter bestimmten Bedingungen vom Gewebe loszulösen. Sobald die Trennung vollzogen ist bildet er eine, dem primären Hypothallus entsprechende, differenzierte Gewebestruktur (Taf. 2/4). Auf diese Weise entwickelt sich ein „falscher Hypothallus" zum echten und das Dickenwachstum beginnt erneut.

Vergleiche:

Ps. albiforme kann von *Ps. album* ohne Schwierigkeiten unterschieden werden, vorausgesetzt sie liegt als ausgewachsener, repetitiver Thallus vor. Die undifferenzierte Gewebestruktur der „falschen Hypothalli" sowie die zahlreichen, übereinander angeordneten, trichterförmigen Vertiefungen machen die Unterscheidung der neuen Art von *Ps. album* sehr einfach. Schwierigkeiten bei der Unterscheidung der beiden Arten treten dann auf, wenn die neue Art als junge, einfache Sprosse oder als Thallusfragmente vorliegt. Doch auch in solchen Fällen ist die Erkennung der beiden Arten nicht immer unmöglich, denn

- die einfachen bzw. basalen Krusten von *Ps. albiforme* sind im allgemeinen mächtiger als der Thallus von *Ps. album.*
- die Zentralschicht des Hypothallus von *Ps. album* ist meist ausgeprägter entwickelt als die des Hypothallus von *Ps. albiforme.* Die hohlraumartigen Zellen scheinen bei der neuen Art deutlich kleiner und seltener zu sein als bei der Typusart der Gattung.

Gattung *Peyssonnelia* Decaisne 1841

Basalgewebe (Hypothallus) monostromatisch; Rindengewebe (Perithallus) bestehend aus vertikal bis schief angeordneten oder bogig aufsteigenden, aber miteinander verwachsenen Zellfäden, die sich in der Regel nach oben verzweigen.

Die Gattung *Cruoriella* unterscheidet sich nach Denizot (1968) von der Gattung *Peyssonnelia* durch die locker gestellten, perithallialen Zellfäden und nicht durch fächerförmige Zellreihenanordnung der Basalscheibe, wie Weber van Bosse (1921) annahm, oder durch ovale bis abgerundete und nicht in Reihen angeordnete Rindenzellen, wie dies von Lemoine (1969–70) diagnostiziert wurde. Daher ist anzunehmen, daß die von Lemoine (1969–70) anhand von fragmentarisch erhaltenen, perithallialen Zellreihen aufgestellten *„Cruoriella sp. 1"* (Apt-Alb) und *„Cruoriella sp. 2"* (Maastricht) genauso als Angehörige der *Peyssonnelia* anzusehen sind wie die von der Autorin ebenfalls in kleinen Bruchstücken beobachtete *„Peyssonnelia sp. 1"* (Maastricht). Angesichts der nicht ausreichenden Beobachtungen Lemoines ist es allerdings unmöglich festzustellen, um welche Arten es sich dabei handeln könnte, zumal das Belegmaterial unauffindbar ist. Echte *Cruoriella*-Arten dürfte es zwar in der Kreide und im Paläogen gegeben haben, nachgewiesen ist bisher jedoch keine einzige Art.

Peyssonnelia praeantiqua n. sp.
(Taf. 3/1–3)

Derivatio nominis: Die Bezeichnung *praeantiqua* (von lat. *prae* = vor, und Artnamen *antiqua)* bezieht sich auf die Art *P. antiqua,* die als ihr Nachfahre angesehen wird.

Holotypus: Exemplar im Schliff 1984 XX 475/1 (Taf. 3/1, 3).

Paratypus: Exemplar im Schliff 1984 XX 481/2 (Taf. 3/2).

Stratum typicum: Kambühelkalk.

Locus typicus: Kambühel N Ternitz (Niederösterreich).

Alter: Unterpaleozän (Dan/Mont).

Diagnose: Hypothallus undeutlich ausgebildet. Perithallus differenziert in zwei Teile; unterer Teil bestehend aus leicht geneigten Fäden, die sich durch dichotome Zellteilung in der zweiten und gelegentlich auch in der dritten Reihe in zwei bis vier Fäden teilen; oberer Teil wesentlich mächtiger, im Spätstadium gekennzeichnet durch feinmaschige und grobmaschige Zonen.

P. praeantiqua zeigt Ähnlichkeiten mit der Art *P. antiqua,* von der sie sich jedoch durch ihren viel mächtigeren oberen Perithallus unterscheidet.

Beschreibung:

Die Thalli dieser neuen Art zeigen in jungen Wachstumsstadien mehr oder weniger horizontale Zellanordnung und bestehen ebenso wie die jungen Thalli von *P. antiqua* aus wenigen Zellreihen ohne deutliche Gewebedifferenzierung. Die reifen und vollständig entwickelten Thalli (bis 450 μm mächtig) dagegen weisen folgenden Gewebeaufbau auf: Über einem undeutlich ausgebildeten Hypothallus folgen Rindenfäden, die deutliche Gewebedifferenzierung aufweisen (Taf. 3/3). Die leicht schief stehenden, sich nach oben mehrfach teilenden Zellfäden des unteren Perithallus zeigen fast den gleichen Strukturaufbau wie die Rindenfäden von *P. antiqua* (Taf. 3/3). Der obere Teil des Perithallus ist wesentlich mächtiger als der untere Teil und im reifen Zustand durch abwechselnd grobmaschige und feinmaschige Wachstumszonen charakterisiert (Taf. 3/2–3).

Strukturelemente im Detail:

Hypothallus: Die vier- bis fünfeckigen Zellen sind mehr oder weniger genauso hoch (lang) wie breit (20–30×25–35 μm), besitzen aber nicht immer dieselbe Höhe (Taf. 3/2–3). Infolge der unterschiedlichen Höhen und der meist schiefen Anordnung der oberen Wände sind die Zellen mit den darauffolgenden perithallialen Zellen verzahnt, so daß sich der Hypothallus gegen den Perithallus nicht scharf abhebt.

Perithallus: Der untere Teil (bis 150 μm) ist relativ dünn und besteht aus Fäden, die meist drei, gelegentlich auch bis zu fünf nach oben kleiner werdende Zellen erkennen lassen. Auf die hypothallialen Zellen folgt je eine, im Schnitt vorwiegend fünfeckige, gelegentlich annähernd zeltförmige, kaum kleinere perithalliale Zelle, die ihrerseits jeweils in zwei halb so große Zellen übergeht (Taf. 3/2–3). In der dritten und vierten Reihe folgen auf jede Zelle eine etwas kleinere oder zwei halb so große Zellen, so daß die Rindenfäden zum oberen Teil hin in zwei bis vier Fäden übergehen. Der obere, viel mächtiger werdende Teil (bis 350 μm) zeigt im Anfangsstadium ein feinmaschiges Gewebe bestehend aus eckigen bis abgerundeten, kleinen Zellen (meist >8×8 μm), die mehr vertikale als horizontale Anordnung erkennen lassen. In den späteren Stadien weist das Gewebe mehrere aufeinander folgende, angeschwollene Zonen auf, deren Zellen jeweils von unten nach oben kleiner werden.

Verzweigung: Die angeschwollenen Zonen signalisieren bereits die beginnende Verzweigung und entwickeln sich allmählich zu jungen Zweigen, die sich dann vom Gewebe loslösen und zu neuen Sprossen fortbilden.

Vergleiche:

P. praeantiqua zeigt große Ähnlichkeit mit *P. antiqua,* da der untere Teil des Thallus, wie bereits erwähnt, fast genauso ausgebildet ist wie der Thallus von *P. antiqua.* Der wesentliche Unterschied zwischen den beiden Arten liegt im mächtigen, im Spätstadium durch angeschwollene Zonen gekennzeichneten oberen Perithallus von *P. praeantiqua,* einem Merkmal, das bei *P. antiqua* fehlt, bei *P. multistrata* jedoch viel weiter entwickelt ist und bereits im frühen Wachstumsstadium in Erscheinung tritt.

Peyssonnelia taeniiformis n. sp.
(Taf. 4/1–4)

Derivatio nominis: Die Bezeichnung *taeniiformis* (von lat. *taenia* = Band und *forma* = Gestalt) bezieht sich auf die dünne, bandartige Wuchsform der Thalli im Dünnschliff.

Holotypus: Exemplar im Schliff 1984 XX 606/2 (Taf. 4/3).

Paratypus: Exemplar im Schliff 1983 XX 10/1 (Taf. 4/4).

Stratum typicum: Riffkalk-Olistholith umgelagert in den untereozänen Mergeln des Gosaubeckens von Wörschach.

Locus typicus: Straßeneinschnitt am Wörschachberg (bei Wörschach, Steiermark).

Alter: Mittelpaleozän (Thanet).

Diagnose: Thallus relativ dünn. Hypothallus kräftig ausgebildet. Perithallus mit vertikalen Zellfäden, die sich durch dichotome Zellteilung in der zweiten und dritten Reihe in drei bis vier Fäden teilen; Zellen in den unteren zwei Reihen fünfeckig, zeltförmig, danach extrem dünn (flach) und nach oben kleiner werdend.

Der relativ dünne, fließend nach oben feinmaschig werdende Thallus mit beinahe exakt geometrischen, basalen Zellen und extrem dünnen, aus mehrfacher Zellteilung hervorgegangenen oberen Zellen zeichnet diese Art gegenüber anderen fossilen Arten aus.

Beschreibung:

Diese neue Art findet sich meist in Form von dünnen, bandförmigen, strukturell weitgehend undifferenzierten jungen Thalli mit sehr kleinen Zellen (Taf. 4/1–2). Der reife, strukturell differenzierte Thallus (um 100 µm) besitzt einen sich klar abhebenden Hypothallus mit abgeflachten Zellen, woraus dann dicht miteinander verflochtene, vertikale Rindenfäden hervorgehen. Diese weisen im Prinzip den gleichen Aufbau auf wie manche rezente Arten der Gruppe *P. rubra* und der Gruppe *P. inamoena*, die allerdings nur zerstreut bzw. im basalen Teil verkalkt sind (s. Denizot 1968). Nach stufenweise erfolgter Zellteilung spalten sich die Zellfäden ab der dritten Reihe in drei bis vier Fäden, deren dünne Zellen nach oben allmählich kleiner werden, so daß der Thallus im oberen Teil ein äußerst feines Zellgewebe besitzt (Taf. 4/3–4).

Strukturelemente im Detail:

Hypothallus: Die vier- bis fünfeckigen Zellen sind überwiegend flach (Breite: 20–40 µm, Höhe: 15–25 µm) und nehmen oft zur Wachstumsrichtung hin etwas an Höhe zu. Weil sie relativ dicke Wände besitzen und regelmäßig angeordnet sind, hebt sich der Hypothallus gegen den Perithallus deutlich ab (Taf. 4/3–4).

Perithallus: Die ersten Zellen des Perithallus sind etwas kleiner als die Hypothallus-Zellen und erscheinen im Schnitt überwiegend fünfeckig, wobei die oberen Zellen meist spitz zulaufen (zeltförmig, Taf. 4/4). Auf jede Basiszelle folgen zwei meist homologe Zellen, die im Idealfall ähnlich ausgebildet sind wie die darunter liegenden Zellen. Diese gehen ihrerseits selten in eine, meistens aber in zwei kleine, extrem flache (dünne) Zellen der dritten Reihe über. Nach oben hin, wo sich die Fäden im allgemeinen nicht mehr teilen, folgen mehrere (über sechs) Zellen, die allmählich kleiner werden, bis sie kaum noch zu erkennen sind. Die sich bis zur dritten Reihe drei- bis vierfach teilenden Fäden bilden also im oberen Teil ein äußerst feinmaschiges Zellgewebe, das sich im allgemeinen fließend aus dem unteren Teil herausbildet und auf diese Weise keine Zweiteilung des Perithallus verursacht.

Verzweigung: Im oberen Teil des Perithallus formieren sich horizontale Zellreihen, die sich vom Gewebe loslösen und allmählich zu einem oder mehreren Sprossen weiterwachsen.

Vergleiche:

P. taeniiformis dürfte mit keiner anderen fossilen Art verwechselt werden. Ihre charakteristi-

schen Merkmale, d. h. die kräftig ausgebildete Basalschicht, der Aufbau der Zellfäden und die Struktur der Zellen lassen diese Art sofort von den anderen unterscheiden.

Peyssonnelia antiqua Johnson 1964
(Taf. 3/4–6)

1964 *Peyssonnelia antiqua* n. sp. – Johnson, J. H.; S. 214, Taf. 1/2.
1965: *Peyssonnelia antiqua* Johnson. – Denizot, M. & Massieux, M.; S. 96–102, Taf. 1, 2.
1968: *Peyssonnelia antiqua* Johnson 1964. – Denizot, M.; S. 133, Fig. 114–116, 118.

Beschreibung:

P. antiqua liegt in der Regel in Form von drei- bis vierschichtigen Thalli (um 150 µm) vor: Aus einem undeutlich ausgebildeten, einschichtigen Basalgewebe gehen kurze, leicht geneigte Rindenfäden hervor, deren Zellen sich nach oben meist mehrfach teilen. Der vollständig entwickelte Thallus (um 230 µm) besitzt noch einen oberen feinmaschigen, perithallialen Teil, der im allgemeinen ebenfalls aus drei Zellreihen besteht (Taf. 3/4, 6). Dieser Gewebeteil ist jedoch nur selten vorhanden (s. Verzweigung).

Strukturelemente im Detail:

Hypothallus: Die meist vier- bis fünfeckigen Zellen sind überwiegend höher (länger) als breit (25–40×25–35 µm). Aufgrund der ungleichen Höhe und der etwas schiefen Anordnung der oberen Wände sind die Zellen mit den darauffolgenden perithallialen Zellen meist verzahnt, wodurch sich der Hypothallus vom Perithallus nicht deutlich abhebt (Taf. 3/6).

Perithallus: Die sich aus den hypothallialen Zellen entwickelnden Zellfäden des unteren Perithallus beginnen mit überwiegend vier- bis fünfeckigen Zellen, die ein wenig kleiner als die hypothallialen und meist länger als breit oder genauso lang wie breit sind. Ihre beiden oberen Wände sind so angeordnet, daß auf jeder Wand eine etwa halb so große, aber längliche Zelle der zweiten Reihe Platz findet. Zur dritten Reihe hin neigen die Zellen dazu, sich erneut zu teilen, so daß von unten nach oben oft eine zweifache Zellteilung zu beobachten ist (Taf. 3/6). Die kleinen, eckigen bis abgerundeten Zellen (>10×10 µm) des oberen Perithallus zeigen eine deutliche horizontale Anordnung, da die stärker als die Vertikalwände ausgebildeten Querwände niveaubeständig sind (Taf. 3/4, 6).

Verzweigung: Mit der Entstehung des oberen Perithallus setzt bereits der Bildungsprozeß neuer Sprosse ein, indem sich dieser obere Teil spätestens nach seiner vollständigen Ausbildung vom Gewebe loslöst und zum neuen Sproß fortentwickelt.

Die perithallialen Zellreihen können auch gleichzeitig zu mehreren selbständigen Zweigen weiterwachsen (Taf. 3/5).

Vergleiche:

Die vorliegende Art könnte nur mit *P. praeantiqua* verwechselt werden. Die wesentlichen Unterschiede zwischen diesen beiden, miteinander eng verwandten Arten wurden bereits weiter oben abgehandelt.

Peyssonnelia bistrata n. sp.
(Taf. 4/5–8)

Derivatio nominis: Die Artbezeichnung *bistrata* (von lat. *bi* = zwei, *stratum* = Schicht) soll die charakteristische Zweiteilung des perithallialen Gewebes zum Ausdruck bringen.

Holotypus: Exemplar im Schliff 1983 XX 8/8 (Taf. 4/5–8).
Paratypus: Exemplar im Schliff 1984 XX 605/1.
Stratum typicum: Riffkalk-Geröll der Angerberg-Schichten (Oberoligozän).
Locus typicus: Straßeneinschnitt N Volldöpp, Kramsach (Nordtirol).
Alter: Mittelpaleozän (Thanet).

Diagnose: Thallus mächtig. Hypothallus undeutlich ausgebildet; Zellen überwiegend abgeflacht und keilförmig. Perithallus scharf differenziert in einen unteren und einen viel mächtigeren oberen Teil; unterer Teil mit schrägen bis bogigen Zellfäden, die sich nach den Basiszellen in 3–4 Fäden teilen, Zellen anfangs lang und heterolog, später annähernd homolog und allmählich kleiner werdend; oberer Teil viel mächtiger werdend; sehr feinmaschig und zoniert. Die scharfe Zweiteilung des Perithallus, das arttypische Verzweigungsmuster und die Zellformen des unteren Teiles des Perithallus sowie dessen mächtiger, feinmaschiger oberer Teil gelten als Unterscheidungsmerkmale dieser Art gegenüber anderen.

Beschreibung:

Ein junger Sproß oder ein unausgewachsener Thallus (um 200 μm) dieser Art zeigt in der Regel kaum Gewebedifferenzierung, da der obere Teil in diesem Stadium noch nicht entwickelt ist. Das Gewebe besteht aus schief nach oben hervorgehenden, sich nur teilweise teilenden Zellfäden, deren im oberen Bereich kleine Zellen ein dicht geflochtenes Gewebe bilden. Ein ausgewachsener, vollständig erhaltener Thallus (bis ca. 400 μm) besteht aus einem unauffälligen Hypothallus und einem mächtigen Perithallus, der in zwei sich gegeneinander scharf abgrenzende Gewebeteile differenziert ist (Taf. 4/6–7). Während der obere, mächtigere Teil in jeder Schnittlage wie der Perithallus der Corallinaceen ein feinmaschiges Netzwerk aufweist, zeigt der untere Teil in unterschiedlichen Schnittlagen voneinander abweichende Strukturen. In Schrägschnitten erinnert der untere Teil des Thallus an den Hypothallus mancher grobzelliger *Lithothamnium*- oder *Lithophyllum*-Arten (Taf. 4/5), denn in diesen Schnittlagen scheint das Gewebe häufig aus plumos bis koaxial angeordneten Zellen zu bestehen. Im Longitudinalschnitt ist der untere Teil des Perithallus aus geneigten, nach oben hin leicht rückwärts gebogenen Zellfäden aufgebaut. Diese teilen sich bereits ab der zweiten Reihe in drei bis vier dicht zusammengewachsene Fäden, die anfangs lange und heterologe, später annähernd homologe und allmählich kürzer werdende Zellen zeigen (Taf. 4/7).

Strukturelemente im Detail

Hypothallus: Das sich von den perithallialen Zellfäden kaum abhebende Basalgewebe besitzt dünnwandige und meist viereckige, selten fünfeckige Zellen, die überwiegend breiter sind als hoch (25–45× 15–25 μm). Weil sie in der Regel keilförmig ausgebildet und unregelmäßig angeordnet sind, sind sie mit den darauffolgenden Zellen der Rindenfäden verzahnt (Taf. 4/6–7).

Perithallus: Unterer Teil: Die Zellfäden sind meist aus fünf bis sechs unterschiedlich gestalteten, nach oben kontinuierlich an Höhe abnehmenden Zellen aufgebaut. Über jeder Zelle des Hypothallus ist eine viereckige, selten fünfeckige Basalzelle des Perithallus ausgebildet, die meist etwas höher ist als breit. Da diese Zellen an der Basis breiter sind als am Dach, weisen sie im Schnitt oft eine annähernd trapezförmige Gestalt auf. Bedingt durch die Form und die meist unregelmäßige Anordnung der Zellen entstehen zwischen den Zellen der ersten Reihe immer wieder Lücken, die von länglichen Zellen gefüllt werden, so daß jede hypothalliale Zelle meist in zwei unterschiedlich gestaltete, perithalliale Basiszellen übergeht. Aus diesen gehen dann in der zweiten Reihe selten eine, meist zwei ebenfalls heterologe Zellen hervor, die deutlich höher als breit sind. Ab der dritten Reihe teilen sich die übereinanderfolgenden, drei bis vier zählenden Zellen nicht mehr (Taf. 4/6–7). Diese sind anfangs höher als breit und ungleichförmig;

nach oben werden sie zunehmend homologer und kürzer, so daß die äußersten Zellen des unteren perithallialen Teiles genauso breit sind wie hoch (meist >8×8 µm). Der obere Teil kann mehr als doppelt so mächtig sein wie der untere und hebt sich von diesem scharf ab. Das in der Regel zonierte, feinmaschige Gewebe besteht aus kleinen, eckigen bis abgerundeten Zellen. Die Vertikalwände der Zellen sind im allgemeinen stärker ausgeprägt als die Querwände, so daß vertikale Anordnung im Gewebe stärker zum Vorschein kommt als horizontale.

Verzweigung: Durch allmähliches Weiterwachsen des oberen Teiles entwickeln sich neue Sprosse (Taf. 4/8).

Vergleiche:

Die Gewebestruktur von *P. bistrata* ist so charakteristisch, daß sie mit keiner anderen fossilen Art verwechselt werden kann. Vor allem die exakte Zweiteiligkeit des Perithallus, die eigentümliche Struktur des unteren Teiles und der obere, auffällig mächtige und feinmaschige Teil erlauben in fast jeder Schnittlage eine Unterscheidung dieser Art von anderen Arten.

Peyssonnelia reposita n. sp.
(Taf. 5/1–5)

?1968: *Peyssonnelia antiqua* JOHNSON, 1964. – MASTRORILLI, V. I., S. 141–145, Fig. 1, Taf. 1/1.

Derivatio nominis: Die Bezeichnung *reposita* (von lat. *reponere* = wiederholen) bezieht sich auf den repetitiv aufgebauten Thallus dieser Art.

Holotypus: Exemplar im Schliff 1964 XX 16/2 (Taf. 5/2–5).

Paratypus: Exemplar im Schliff 1984 XX 912/1 (Taf. 5/1).

Stratum typicum: Korallen-Algen-Riff des Eisenrichter Steins.

Locus typicus: Aufgelassener Steinbruch an der Straße am Eisenrichter Stein (SE Bad Reichenhall).

Alter: Obereozän.

Diagnose: Thallus repetitiv, bestehend aus mehreren, nach demselben Muster aufgebauten Zonen. Basale Zone differenziert in Hypothallus und Perithallus; Hypothallus undeutlich ausgebildet, Zellen überwiegend flach; Perithallus mit schräg aufsteigenden Zellfäden, die durch dichotome Zellteilung in der zweiten und dritten Reihe in vier Fäden übergehen. Obere Zonen unreifen Sprossen gleichkommend; je jünger die Zone, desto weniger differenziert. Als bezeichnendstes Merkmal dieser Art gilt ihr repetitiv aufgebauter Thallus, der bei den anderen fossilen Arten fehlt.

Beschreibung:

Die vorliegende Art weist in der Regel einen komplexen Thallus auf, der, ähnlich wie bei *Pseudolithothamnium albiforme*, als „Repetitionsgewebe" bezeichnet werden kann. In den jungen Wachstumsstadien besteht der Thallus aus mehreren (bis zu sechs) multistromatischen Wachstumszonen, die im Prinzip jeweils denselben Strukturaufbau besitzen (Taf. 5/1, 4). Je älter aber die Zonen sind, desto stärker zeigen sie eine kontinuierliche Zellgrößenabnahme nach oben. Das Gewebe ist also um so weniger entwickelt, je jünger die Zone ist. Erst im fortgeschrittenen Wachstumsstadium kommt die *Peyssonnelia*-typische Gewebestruktur zum Vorschein. Die basale Zone zeigt ein, der Art *P. antiqua* ähnelndes, strukturell differenziertes Gewebe: Aus einem undeutlich ausgebildeten, einschichtigen Hypothallus gehen leicht schief bis bogig verlaufende Zellfäden hervor, die ab der dritten Reihe in vier feinzellige Fäden übergehen (Taf. 5/3). Die oberen Wachstumszonen sind in diesem Stadium soweit gewachsen, daß sie wie übereinanderliegende, unreife Sprosse aussehen. Sie können auch unter bestimmten Wachs-

tumsbedingungen zu einem mächtigen und zonierten perithallialen Randgewebe entwickelt sein oder sich bereits vom Thallus losgelöst haben (Taf. 5/2) (s. Verzweigung).

Man könnte die oberen Wachstumszonen als die oberen Teile des Perithallus betrachten, so wie Weber van Bosse (1921: 287) entsprechende Thallusteile bei der rezenten Art „*Cruoriella*" *lemoinei* bezeichnet. Doch dies scheint nicht unbedingt zutreffend zu sein, da jede Zone praktisch einer Wiederholung der vorhergegangenen gleichkommt.

Strukturelemente im Detail

Hypothallus: Die vier- bis fünfeckigen Zellen zeigen zwar eine große Variabilität in ihren Dimensionen, sind aber überwiegend nicht so hoch (lang) wie breit (meist 18–32×20–40 μm). Aufgrund der unterschiedlichen Höhen und der relativ dünnen Wände hebt sich der Hypothallus ebenso wie der von *P. antiqua* nicht klar gegen den Perithallus ab (Taf. 5/3).

Perithallus: Die Basiszellen der Rindenfäden sind meist fünfeckig mit spitz zulaufenden, oberen Wänden (zeltförmig). Diese Zellen, die im Zellverband nicht selten größer erscheinen als die Hypothallus-Zellen, sind meist genauso breit wie hoch (lang) oder aber breiter als hoch (meist 20–40×20–30 μm). Über jeder Basiszelle stehen zwei, etwa halb so große, mehr oder weniger homologe Zellen, die ähnlich gestaltet sind wie die darunterliegenden. In der dritten Reihe folgen auf jede Zelle erneut je zwei homologe Zellen, die sehr klein sind. Nach oben, wo sich die Fäden nicht mehr teilen, folgen in der Regel drei Zellen aufeinander, die allmählich kleiner werden und ein feinmaschiges Gewebe bilden (Taf. 5/3). Die Zellfäden der oberen Wachstumszonen sind, solange sie sich im Gewebeverband befinden, wie bereits angedeutet, weniger entwickelt und zeigen höchstens dichotome Teilung im oberen Randbereich.

Verzweigung: Die Bildung von neuen, vegetativen Sprossen ist bei der vorliegenden Art sehr charakteristisch und setzt bereits im jungen Stadium ein. Die oberen Wachstumszonen, die, wie beschrieben, als sich im Ansatz befindende, übereinander angeordnete Zweige angesehen werden können, lösen sich vom übrigen Gewebe und entwickeln sich zu neuen, selbständigen Thalli. Dies erfolgt nicht immer nach, sondern auch häufig vor der Reife der basalen Zone, so daß ein repetitiv entwickelter Thallus sich bereits im jungen Stadium in mehrere neue Sprosse spaltet (Taf. 5/2).

Vergleiche:

Das „Repetitionsgewebe" von *P. reposita* ist im Vergleich zu den übrigen, hier beschriebenen Arten so eigentümlich, daß kein Anlaß für Verwechslungen besteht. Erkennungsschwierigkeiten treten dann auf, wenn die vorliegende Art, wie dies oft der Fall ist, in Form von einzelnen Zweigen bzw. einfach aufgebauten Sprossen vorliegt. Sie können nämlich mit dem ähnlich aufgebauten Thallus von *P. antiqua* verwechselt werden. Doch auch die einfachen Sprosse sind im allgemeinen von *P. antiqua* unterscheidbar: Die hypothallialen Zellen der neuen Art sind überwiegend breiter als hoch und nicht selten kleiner als die darauffolgenden perithallialen Basiszellen. Bei *P. antiqua* sind die Verhältnisse eher umgekehrt. Das wichtigste Unterscheidungsmerkmal ist, daß die oberen randlichen Zellen von *P. antiqua* im Gegensatz zu denen von *P. reposita* selten entwickelt sind und wenn, dann heben sie sich scharf gegen das darunterliegende Gewebe ab.

Peyssonnelia rara n. sp.
(Taf. 5/6)

Derivatio nominis: Die Artbezeichnung (von lat. *rarus* = selten) bezieht sich auf das seltene Auftreten dieser Art.

Holotypus: Exemplar im Schliff 1964 XX 16/4–5 (Taf. 5/6).

Stratum typicum: Korallen-Riff des Eisenrichter Steins.

Locus typicus: Aufgelassener Steinbruch an der Straße am Eisenrichter Stein (SE Bad Reichenhall).

Alter: Obereozän.

Diagnose: Thallus relativ mächtig. Hypothallus deutlich ausgebildet. Perithallus differenziert in zwei ± kontinuierlich ineinander übergehende Teile; unterer Teil; mit schräg aufsteigenden, aber regelmäßig angeordneten, sich in der Regel nach den Basiszellen dichotom teilenden Zellfäden, Zellen anfangs deutlich höher als breit, später allmählich kürzer werdend; oberer Teil mächtiger, einheitlich ausgebildet, bestehend aus vertikalen, feinzelligen Fäden.

Beschreibung:

Obwohl die zu beschreibende Art nur als ein einzelnes, aber vollständig erhaltenes Exemplar vorliegt, lassen die eindeutigen Strukturmerkmale ihre Eigenständigkeit erkennen.

Die jungen Thallusteile weisen große Ähnlichkeiten mit den inkrustierenden Corallincaceen auf, da das kompakte und feinzellige Gewebe eine Differenzierung in zwei multistromatische Thallusteile vortäuscht. Der reife Thallus (um 0,4 mm) zeigt einen sich deutlich abhebenden Hypothallus mit geneigten Zellen und einen relativ mächtigen, kompakten und in zwei Teile differenzierten Perithallus. Der untere Teil zeigt schief stehende, jedoch auffallend regelmäßig angeordnete, sich nach oben hin in der Regel dichotom teilende Fäden. Der obere, erheblich mächtigere Teil ist einheitlich ausgebildet und weist vertikal angeordnete, feinzellige Fäden auf (Taf. 5/6).

Strukturelemente im Detail

Hypothallus: Die in der Regel viereckigen Zellen sind meist höher (länger) als breit oder fast genauso lang wie breit (10–18×12–20 µm), besitzen relativ dicke Wände und sind sehr regelmäßig angeordnet. Dadurch hebt sich der Hypothallus, ähnlich wie bei *P. taeniiformis*, deutlich vom Perithallus ab (Taf. 5/6).

Perithallus: Im unteren Teil folgt über jeder Zelle des Hypothallus eine etwas schmälere und längliche perithalliale Zelle, die ihrerseits oft, wenn auch nicht immer, in zwei halb so breite und längliche Zellen übergeht. Darauf folgen meist bis zu vier mehr oder weniger exakt angeordnete Zellen, die anfangs höher sind als breit, nach oben hin aber kontinuierlich kürzer werden, so daß die äußersten kleinen Zellen breiter sind als hoch. Die in der Regel regelmäßig angeordneten, sich gelegentlich verzweigenden Fäden des mächtigeren oberen Teiles zeigen sehr kleine, meist abgerundete Zellen, die deutlich breiter sind als hoch (Taf. 5/6).

Vergleiche:

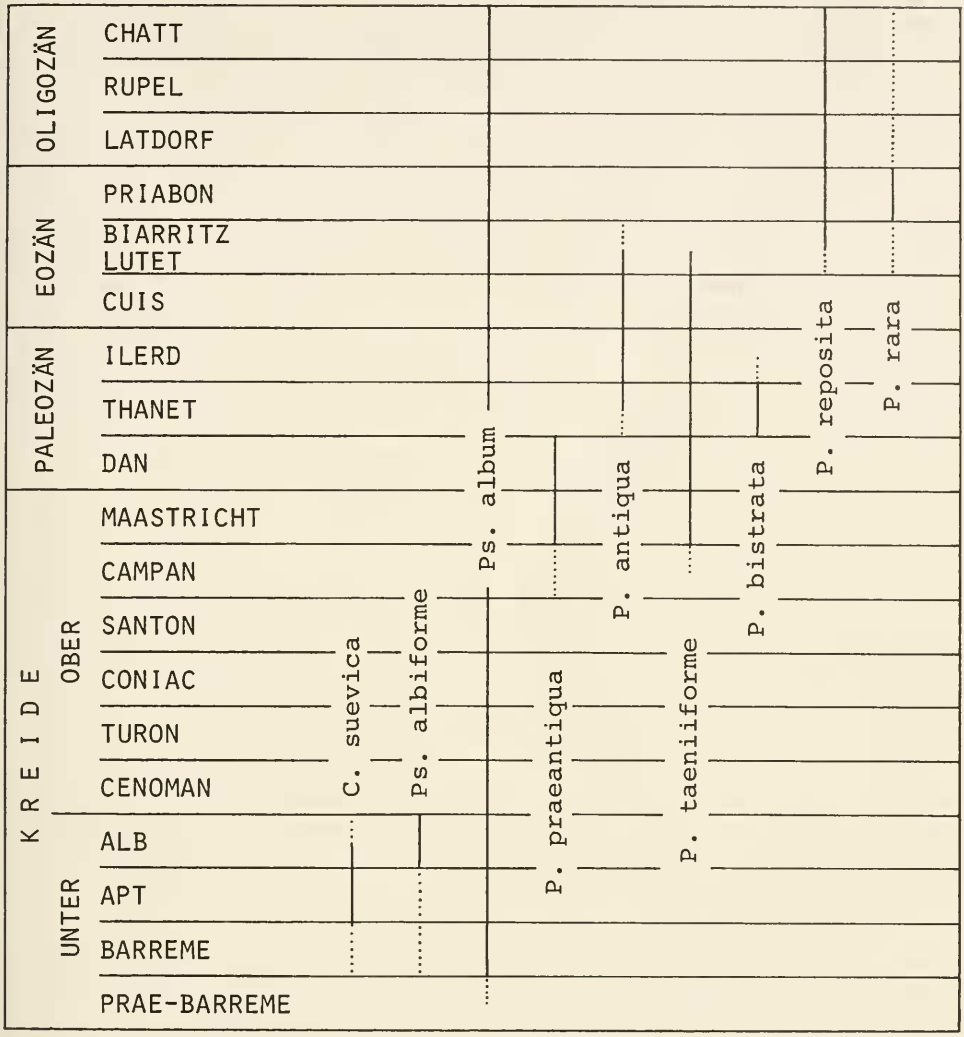
Der Hypothallus weist Ähnlichkeit mit dem von *P. taeniiformis* auf, während die perithallialen Gewebeteile so charakteristisch ausgebildet sind, daß eine Verwechslung mit denen anderer Arten unmöglich ist: Die beinahe exakt angeordneten, sich meist nur einmal teilenden Zellfäden des unteren Perithallus und der auffallend einheitlich ausgebildete obere Teil des Perithallus gelten als Unterscheidungsmerkmale dieser Art.

4. Vorkommen und Stratigraphie

Die stratigraphischen Untersuchungen der ostalpinen Peyssonneliaceen brachten folgende Ergebnisse (Tab. 1):

Crassethelia suevica ist bisher nur aus zwei Sedimenttypen bekannt. Die als Typusschicht geltenden Biostrome des obersten Schrattenkalkes (Helvetikum) am Nordhang des Grünten

Tab. 1: Zeitliche Verbreitung der Peyssonneliaceen der Kreide und des Paläogen der Ostalpen



(Allgäu) gehören zum Zeitbereich Apt (Moussavian 1985), während der zweite Sedimenttyp, ein orbitolinenführender Rotalgenkalk, der in der basalen Gosau von Oberwössen (Chiemgau) umgelagert ist, dem Alb zuzuordnen ist (Moussavian 1988). Ob *Crassethelia* bereits in älteren Kreideschichten auftritt, ist ungewiß, da aus dieser Zeitspanne noch keine ausreichende Anzahl von Flachwassergesteinen untersucht worden ist. Ihre stratigraphische Reichweite scheint dennoch auf die Unterkreide beschränkt zu sein. Diese Annahme gründet sich darauf, daß *C. suevica* in tausenden von Proben der Oberen Jura und der Oberkreide nicht nachzuweisen war.

Ps. albiforme ist bisher nur aus den Alb-Geröllen bekannt. Man findet sie außer im oben genannten allochthonen Rotalgenkalk noch in den, in der basalen Gosau von Florianiberg (bei Oberaudorf) umgelagerten, Rotalgen-führenden Alb-Geröllen. Auch diese Art konnte weder im Jura noch in der Oberkreide festgestellt werden.

Ps. album ist eine weltweit verbreitete Art, die bisher von zahlreichen Autoren aus dem Zeitbereich Kreide bis Oligozän beschrieben worden ist. In den ostalpinen Gesteinen tritt sie bereits im Barrème auf und ist in den unterschiedlichsten biogenen Flachwasserkalken der Kreide und des Paläogen einschließlich des Oligozän präsent. Wann sie ausstirbt, ist ungewiß. Zwar konnte der Verfasser *Ps. album* in den untersuchten Proben des Leithakalkes (Baden, Wiener Becken) nicht beobachten, doch reichen diese Proben für eine sichere stratigraphische Aussage nicht aus. Es ist jedoch zu vermuten, daß diese Art spätestens im Laufe des Miozän ausstirbt.

P. praeantiqua scheint auf den Zeitbereich oberste Kreide bis Unterpaleozän beschränkt zu sein. In den dem Zeitraum Obercampan-Maastricht zuzuordnenden Geröllen der Angerberg-Schichten (Oberoligozän, Unterinntal), der Subalpinen Molasse verschiedener Lokalitäten sowie in den äquivalenten Olistholithen des Gosaubeckens von Wörschach (Untereozän, Steiermark) findet man nur vereinzelt Thallusfragmente dieser Art. In Proben aus der Typuslokalität vom Maastricht und im paleozänen Kambühelkalk (N Ternitz, Niederösterreich) ist *P. praeantiqua* durch in situ gewachsene Individuen repräsentiert. Entgegen der früheren Annahme des Verfassers (Moussavian 1984) ist der Kambühelkalk nicht ins mittlere Paleozän, sondern, wie Plöchinger (1967) und Tollmann (1976) annahmen, ins tiefere Paleozän zu stellen. (Nähere Angaben zum Alter des Kambühelkalkes sind, wie bereits eingangs angemerkt, einer späteren Arbeit vorbehalten). Der Kambühelkalk ist die jüngste Ablagerung, in der *P. praeantiqua* vorkommt. In den jungen Gesteinen ab Mittelpaleozän konnte diese Art nicht nachgewiesen werden.

P. taeniiformis erscheint im Maastricht und verschwindet spätestens im Laufe des Lutet. Sie ist zwar insgesamt nicht sehr häufig, findet sich aber immer wieder in den inneralpinen autochthonen und allochthonen Flachwasser-Gesteinen sowie in den bioklastischen Turbiditen des Zeitbereiches Maastricht bis Mitteleozän. Als Beispiele sind hier der Kambühelkalk, die Unterpalleozän-Turbidite des Gosaubeckens der Abtenau (Salzburg) sowie die paleozänen und untereozänen Gerölle der Angerberg-Schichten und der Subalpinen Molasse zu nennen. Ab dem Obereozän tritt *P. taeniiformis* offensichtlich nicht mehr auf.

P. antiqua ist die einzige Peyssonnelia-Art, deren weltweite Verbreitung bereits seitens verschiedener Autoren nachgewiesen worden ist. Sie tritt in den Ostalpen zum ersten Mal im Mittelpaleozän auf und stirbt spätestens im Verlauf des tieferen Mitteleozäns aus. Besonders häufig ist sie in den Paleozän-Geröllen und -Olistholithen der oben genannten Ablagerungen sowie in den oberpaleozänen Rhodolithen des Südhelvetikum (z. B. am Haunsberg N Salzburg) zu finden.

Das Auftreten von *P. bistrata* scheint auf Mittelpaleozän beschränkt zu sein. Diese Art konnte nämlich außer in den Thanet-Geröllen der Angerberg-Schichten und des Gosaubeckens von Wörschach sonst in keinem älteren oder jüngeren Gestein nachgewiesen werden.

P. reposita ist die einzige häufige Art des höheren Eozän und des Oligozän. Sie wurde in den Gesteinen sowohl des alpinen als auch des außeralpinen mediterranen Raumes nachgewiesen. man findet sie vor allem in den als ihre Typusschichten geltenden Riffkalken des Eisenrichter Steins (Obereozän, SE Bad Reichenhall), in den „Lithothamnienkalken" des Helvetikum (Mitteleozän-Obereozän) und in den Häringer Schichten (Unteroligozän, Unterinntal). Ob *P. reposita* auch im Miozän vorkommt und wieweit diese Spezies hinaufreicht, sollen spätere Untersuchungen klären.

P. rara liegt wie erwähnt nur als Einzelexemplar aus dem Riffkomplex des Eisenrichter Steins vor. Die stratigraphische Reichweite dieser Art ist noch unbekannt. Allerdings scheint mir, daß *P. rara* ebenfalls frühestens im Mitteleozän in Erscheinung tritt. Zum einen deshalb, weil sie in den älteren, in umfangreicher Menge untersuchten Paläogen-Sedimenten nicht festgestellt werden konnte, zum anderen, weil ihr Gewebeaufbau eine phylogenetisch spätere Entwicklung aufweist als die der in älteren Schichten erscheinenden Arten.

5. Lebensmilieu

Die rezenten kalkabscheidenden Peyssonneliaceen leben heute in den photischen Zonen der tropischen bis subtropischen Meere sowohl in extrem flachen als auch in größeren Tiefen des Litoralbereiches (Weber van Bosse 1921, Denizot 1968, Wray 1977). Als krustenbildende epilithische bis epiphitische Pflanzen gedeihen sie in unterschiedlichen Lebensräumen: In felsigen Küstenzonen ebenso wie in dicht unter dem Wasserspiegel wachsenden Korallen-Rotalgen-Riffen, aber auch in den, in einigen Dezimetern Tiefe lebenden Rotalgen-Biohermen bzw. -Biostromen und Rhodolithen. Die am weitesten verbreiteten Arten gehören zur Gattung *Peyssonnelia*. Arten, die zu *Ethelia* bzw. *Polystrata* gerechnet werden, sind offensichtlich weitaus weniger verbreitet. Manche *Peyssonnelia*-Arten leben in den Korallen-Rotalgen-Riffen des indopazifischen Raumes in geringen Tiefen (Denizot 1968, Littler 1973) oder auch im Algenrücken der Karibik (Adey 1975). Andere *Peyssonnelia*-Arten dagegen leben in den in großen Tiefen wachsenden Algenbauten, wie z. B. in den in 20–160 m Tiefe vorkommenden Algenriffen („coralligene de plateau") und Rhodolithen des Mittelmeeres (Laubier 1965, Blanc 1968, Bossence 1985) oder in den in 50–80 m anzutreffenden Algen-Foraminiferen-Biostromen der Karibik (Minnery et al 1985). Das Vorkommen von *Ethelia* und *Polystrata* ist anscheinend mehr oder weniger auf den indopazifischen Raum einschließlich des Roten Meeres und des Mittelmeeres beschränkt, wo sie in unterschiedlichen Tiefen gedeihen.

Abgesehen von diesen und weiteren Beobachtungen einiger Arten in bestimmten Regionen wissen wir über die Tiefenverteilung der rezenten Peyssonneliaceen in ihrer weltweiten Verbreitung viel zu wenig. Ausgehend von den bisherigen Erkenntnissen kann dennoch zusammenfassend gesagt werden, daß die verkalkten Arten bevorzugt im Bereich der Korallen-Algen-Riffkomplexe, der Algenriffe sowie der Algenbiostrome und Rhodolithe vorkommen, die eine Tiefe von einigen Dezimetern erreichen können. Die Organismen, welche derartige biogene Strukturen aufbauen, verteilen sich in erster Linie auf Anthozoen, Hydrozoen, Corallinaceen, Bryozoen und inkrustierende Foraminiferen (meist *Homotrema, Miniacina* und *Acervulina)* sowie Anneliden. Andere Organismen wie z. B. Poriferen und Mollusken sind quantitativ im allgemeinen untergeordnet bzw. unbedeutend.

Obwohl in den genannten Gemeinschaften eine enorm hohe Zahl verschiedener Lebewesen haust, sind die rezenten Sedimente stets durch die oben genannten kalkabscheidenden Organismen charakterisiert. Vergleicht man derartige rezente Sedimente mit entsprechenden fossilen, insbesondere mit tertiären Sedimenten, so stellt man eine erstaunliche Ähnlichkeit fest. So ist zum Beispiel die Unterscheidung zwischen den rezenten Algenriffen und Algenbiostromen sowie den multispezifischen Rhodolithen (des Mittelmeeres und der Karibik oder des indopazifischen Raumes) und vergleichbaren paläogenen Sedimenten aufgrund der großen Übereinstimmung oft nur durch die Kenntnis einzelner Formen möglich, da diese Sedimenttypen nicht nur von den gleichen Organismengruppen auf gleiche Art und Weise, sondern auch meist in der gleichen quantitativen Zusammensetzung aufgebaut sind (siehe unten).

Die gesamtfazielle Auswertung der algenführenden kretazischen und paläogenen Karbonate läßt also erkennen, daß die fossilen Peyssonneliaceen im wesentlichen unter ähnlichen ökologischen Bedingungen gelebt haben wie ihre heute noch lebenden Nachfahren. Eine nähere Aussage über die verschiedenen Lebensräume fossiler Formen sowie über die etwaigen Tiefenverhältnisse hängt davon ab, in welchen Sedimenttypen sie auftreten und inwieweit die genannten Faunen- und Florenelemente auf bestimmte Zustände schließen lassen.

Im folgenden wird versucht, die Grundzüge der Lebensräume der hier beschriebenen fossilen Arten kurz darzustellen:

Die Fazies der Typusschichten von *Crassethelia* weist eine biostromatische Bildung auf, die offensichtlich in geringer Wassertiefe entstanden ist (Moussavian 1985).

Ein ähnliches Lebensmilieu zeigt die Fazies der etwas jüngeren Rotalgenkalk-Gerölle, in denen *Crassethelia* und *Ps. albiforme* als Bewuchs über den Fragmenten von Gerüstbildnern (wie Korallen) vorkommen (Moussavian 1988). Die faziesbestimmenden Biogene stellen die Corallinaceen dar, die teilweise in situ gewachsen sind; untergeordnet treten Orbitolinen auf. Diese Fazies weist ebenfalls auf eine flache Schelfzone hin, die im Einflußbereich von Biostromen oder Biohermen lag. Ob die genannten Formen auch in den größeren Tiefen der Schelfregionen gedeihen konnten, ist gegenwärtig ungewiß.

Die weltweit verbreitete Art *Ps. album* stellt eine der häufigsten krustenbildenden Organismen der Kreide und des Paläogen dar. Sie war an unterschiedliche, in verschiedenen Wassertiefen gedeihende Lebensgemeinschaften angepaßt. Zum einen spielte diese Art eine bedeutende bindende und stabilisierende Rolle in vielen, zumindest teilweise in geringen Wassertiefen bzw. in küstennahen Bereichen wachsenden Biohermen und Biostromen der Kreide und des Paläogen, so z. B. in den Korallen-Stromatoporen-Biohermen des Schrattenkalkes (Apt, Helvetikum; siehe Scholz 1979), in den Rudisten-Biohermen und -Biostromen der Nördlichen Kalkalpen (vgl. Höfling 1985), im einst existierenden paleozänen „Alpin-Karpatischen Riffgürtel" (Moussavian 1984) und schließlich im obereozänen Korallen-Algen-Riffkomplex des Eisenrichter Stein (Hagn 1981). Zum anderen war *Ps. album* gleichzeitig in den Algenbauten und Rhodolithen unterschiedlicher Ablagerungen präsent, welche höchstwahrscheinlich in einigen Dezimetern Tiefe der Schelfareale entstanden sind. Ein bezeichnendes Beispiel dafür liefert das lokal begrenzte, obereozäne Algenriff des Helvetikum am Kirchberg (Neubeuern, Oberbayern; vgl. Moussavian & Jung 1986). Die Annahme ihrer Bildung in den tieferen Lithoralbereichen stützt sich auf die weiter oben erwähnte fazielle Übereinstimmung zwischen den genannten Gesteinen und den rezenten Algenriffen („coralligéne de plateau"), Algenbiostromen und Rhodolithen: In beiden Fällen fehlen die hermatypischen Anthozoen und Hydrozoen oder sind unbedeutend. Die vorherrschenden Organismen sind die Corallinaceen. Bryozoen, inkrustierende Foraminiferen (meist Acervulinidae). Peyssonneliaceen und Anneliden stellen fast immer die ständigen Begleiter dar. Andere Organismen, die nur in geringen Tiefen heimisch sind, fehlen völlig. Die hyalinen Großforaminiferen sind dagegen manchmal massenhaft anzutreffen. Auch planktonische Foraminiferen sowie Nodosariiden sind nicht selten.

Für die Arten *P. taeniiformis, P. antiqua* und *P. reposita* lassen sich ähnliche Lebensbedingungen feststellen, da sie in den gleichen Riffgesteinen, Algenkalken und Rhodolithen des Paläogen vorkommen.

Auch *P. praeantiqua* hatte offensichtlich eine ziemlich weite Verbreitung im Lithoralbereich. In der obersten Kreide tritt diese Art in mehr oder weniger klastischen Sedimenten auf, die reich sind an Rudistenschutt, Corallinaceen, Bryozoen und benthonischen Foraminiferen (vor allem Orbitoiden). Im Unterpaleozän war sie im Bereich der Riffkomplexe heimisch. Der als ihre Typusschicht geltende Kambühelkalk ist nämlich von den, meist fragmentarisch erhaltenen, riffbildenden Korallen, Solenoporaceen, Corallinaceen, Bryozoen und inkrustierenden Foraminiferen aufgebaut.

P. bistrata scheint die einzige fossile Art zu sein, die zumindest hauptsächlich an das Leben im Bereich der Riffe in geringer Wassertiefe angepaßt war, denn sie konnte trotz intensiver Suche, wie bereits erwähnt, nur in den Riffkalk-Gesteinen des Mittelpaleozän nachgewiesen werden, deren Fazies ein derartiges Milieu anzeigt (s. Moussavian 1984).

Von *P. rara* wissen wir nur, daß sie gemeinsam mit *P. reposita* im Bereich des inneralpinen Riffkomplexes am Eisenrichter Stein heimisch war, da sie, wie wiederholt erwähnt, nur in einer einzigen Probe aus dem genannten Riff nachgewiesen wurde. Welche Lebensräume sie außerdem besiedelte, können erst weitere Funde zeigen.

Dank

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen des DFG-Forschungsprogrammes „Rhodophyceen der Gosau, Ju 69/16-2" durchgeführt. Bei der Deutschen Forschungsgemeinschaft möchte ich mich für die Bereitstellung von Personal- und Sachmitteln aufrichtig bedanken. Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. W. Jung für die ständige Unterstützung meiner Arbeit und für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Frau Dipl.-Geol. L. Seitner und Herr Dipl.-Geol. E. Rieber übersetzten für mich umfangreiche französische Fachliteratur ins Deutsche; Herr H. Mertel fertigte die Dünnschliffe an, während Herr F. Höck die photographischen und Herr K. Dossow die zeichnerischen Arbeiten übernahmen. Ihnen allen sei herzlich gedankt.

6. Schriftenverzeichnis

Adey, W. D. (1975): The algal ridges and coral reefs at St. Croix: their structure and Holocene development. – Atoll. Res. Bull., **187**: 1–67, 45 Abb., Washington.

Agardh, J. G. (1876): Species, genera et ordines algarum, Vol. 3, 724 S., Lund.

Beckmann, J. P. & Beckmann, R. (1966): Calcareous Algae from the Cretaceous and Tertiary of Cuba. – Schweiz. Palaeont. Abh., **85**: 1–45, 2 Abb., 12 Taf., Basel.

Blanc, J. J. (1968): The Sediments of the Mediterranean Sea. – Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., **6**: 377–454, 55 Abb., London.

Bosence, D. W. J. (1985): The "Coralligéne" of the Mediterranean – a Recent Analog for Tertiary Coralline Algal Limestones. – in Toomey, D. F. & Nitecki, M. H.: Paleoalgology: 216–225, 4 Abb., Berlin-Heidelberg (Springer).

Denizot, M. (1968): Les Algues Floridées encroûtantes (à l'exclusion des Corallinacées). – Thesé, 310 S., 227 Abb., Paris.

Denizot, M. & Massieux, M. (1965): Présence de *Peyssonnelia antiqua* dans le calcaire „Ypresio-Rutétien" de la montagne d'Alaric. – Rev. Micropal **8/2**: 96–102, 2 Taf., Paris.

Hagn, H. (1981): F 12: Eisenrichter Stein. – In Hagn et al: Die Bayerischen Alpen und ihr Vorland in mikropaläontologischer Sicht. – Geologica Bavarica **82**: 260–262, München.

Heydrich, F. (1905): *Polystrata*, eine Squamariacee aus den Tropen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges., **23/1**: 30–36, 1 Taf., Berlin.

Höfling, R. (1985): Faziesverteilung und Fossilvergesellschaftungen im karbonatischen Flachwasser-Milieu der alpinen Oberkreide (Gosau-Formation). – Münchner Geowiss. Abh. (A) **3**, 241 S., 55 Abb., 18 Taf., München.

Johnson, J. H. (1964): Paleocene calcareous red algae from northern Iraq. – Micropal. **10/2**: 207–216, 3 Taf., New York.

Kylin, H. (1956): Die Gattungen der Rhodophyceen. – 673 S., 458 Abb., Lund (CWK Gleerups).

Laubier, L. (1965): Le coralligène des Albéres. Monographie biocénotique. – Ann. Inst. Océan., **43**: 137–316, 12 Abb., 6 Taf., Paris.

Lemoine, M. (1969/70): Les Algues Floridées calcaires du Crétacé du Sud de la France. – Arch. Mus. Nation. Hist. Nat. (7), **10**: 127–240, Taf. 1–15, Paris.

Littler, M. M. (1973): The population and community structure of Hawaiian fringing reef crustose Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). – J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **11**: 103–120, 10 Abb., Amsterdam.

Maslov, W. P. (1956): Iskopaemye izvestkovye vodorosli SSSR. – Akad. Nauk SSSR, Trudy Inst. Geol. Nauk, **160**, 1–301., 136 Abb., 9 Tab., 86 Taf., Moscow.

Massieux, M. & Denizot, M. (1962): Sur la valeur du genre *Pseudolithothamnium* Pfender (Crétace-Eocéne) et son rapprochement avec le genre Ethelia Weber van Bosse (Algue Floridée Squamariacée, actuell). – C. R. Ac. Sc., **254**: 2626–2628, 2 Abb., Paris.

Massieux, M. & Denizot, M. (1964): Papprochement du genre *Pseudolithothamnium* Pfender avec le genre actuell *Ethelia* Weber van Bosse (Algues Florideae Squamariaceae). – Rev. Micropal., **7/1**: 31–42, Taf. 1–3, Paris.

Mastrorilli, V. I. (1968): Rinvenimento di Squamariacee nell'Oligocene del Bacino Ligure-Piemontese. – Atti. Ist. Geol. Univ. Genova, **5/1** (1967): 139–150, 1 Abb., Taf. 1, Genova.

Minnery, G. A., Rezak, R. & Bright, T. J. (1985): Depth-Zonation and Growth Form of Crustose Coralline Algae: Flower Garden Bank, Northwestern Golf of Mexico. – In Toomey, D. F. & Nitecki, M. H.: Paleoalgology: 237–246, 5 Abb., Berlin-Heidelberg (Springer).

Moussavian, E. (1984): Die Gosau- und Alttertiär-Gerölle der Angerberg-Schichten (Höheres Oligozän, Unterinntal, Nördliche Kalkalpen). – Facies, **10:** 1–86, 4 Abb., 4 Tab., Taf. 1–11, Erlangen.

Moussavian, E. (1985): *Crassethelia suevica* nov. gen., nov. sp., eine neue Kalkrotalge (Squamariaceae, Florideae) aus dem Allgäuer Schrattenkalk (Helvetikum, Unterkreide). – Münchner Geowiss. Abh. (A), **6:** 75–88, 1 Abb., 2 Taf., München.

Moussavian, E. (1988): *Axiophyllum paraphylloides* nov. gen. et sp., eine weitere neue Corallinacee (Rhodophyceae) aus der höheren Unterkreide der Nördlichen Kalkalpen. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, Frankfurt (im Druck).

Moussavian, E. & Jung, W. (1986): Korallenalgen aus Gegenwart und Vorzeit. – Jahresber. 1985 u. Mitt. Freunde Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **14:** 20–44, 1 Abb., 4 Taf., München.

Pfender, J. (1936): Sur un organisme constructeur des calcairees. – crétacés et nummulitiques: *Pseudolithothamnium album* nov. gen. nov. sp. Bull. Soc. Geol. France (5), **6:** 303–308, Taf. 19, Paris.

Plöchinger, B. (1967): Erläuterungen zur geologischen Karte des Hohe-Wand-Gebietes (Niederösterreich) 1:25000. – 142 S., 20 Abb., 4 Taf., 1 geol. Karte, Wien (Geol. B.-A.).

Scholz, H. (1979): Paläontologie, Aufbau und Verbreitung der Bioherme und Biostrome im Allgäuer Schrattenkalk (Helvetikum, Unterkreide). – Dissertation, Inst. Geol. Min. Techn. Univ. München, 133 S., 85 Abb., München.

Segonzac, G. (1963): A propos du *Pseudolithothamnium album* Pfender. – C. R. Somm. Soc. Geol. France, **7:** 233–234, Abb. A–B, Paris.

Tollmann, A. (1976): Analyse des Klassischen nordalpinen Mesozoikums. – 580 S., 256 Abb., 3 Taf., Wien (Deuticke).

Weber van Bosse, A. (1913): Marin algae, Rhodophyceae of the "Sealark" Expedition. – Trans. Linn. Soc. London, Bot. (2), **8:** 105–142, Taf. 1–3, London.

Weber van Bosse, A. (1921): Liste des Algues du Siboga, II Rhodophyceae. – Siboga Expeditie, **59b:** 185–310, 57 Fig., Taf. 6–8, Leyde.

Wray, J. L. (1977): Calcareous algae. – 185 S., 170 Abb., 8 Tab., Amsterdam, Oxford, New York (Elsevier).

Tafelerklärungen

Tafel 1

Rezente und fossile Peyssonneliaceen

Fig. 1, 2: *Ethelia fosliei* WEBER VAN BOSSE (rezent). Der vollständig verkalkte Thallus ist differenziert in ein Basalgewebe (Hypothallus) mit deutlich ausgebildeter Zentralschicht (schlecht erhalten) und ein multistromatisches Kortikalgewebe (Perithallus).
Schliff: 1968 VIII 257; Timor (Indonesien).

Fig. 3, 4: *Ethelia sp.* (rezent). Der ebenfalls vollständig verkalkte Thallus dieser Art besitzt einen ähnlichen Strukturaufbau wie der von *E. fosliei,* der Hypothallus jedoch zeigt nur gelegentlich eine undeutlich ausgebildete Zentralschicht.
Schliff: 1968 VIII 253; Timor (Indonesien).

Fig. 5, 6: *Peyssonnelia polymorpha* (ZANARDINI), rezent. Der bis auf den äußersten Rand verkalkte Thallus weist ein mehr oder weniger deutlich ausgebildetes, monostromatisches Basalgewebe (Hypothallus) auf, woraus schräg angeordnete, miteinander verwachsene Rindenfäden (Perithallus) hervorgehen, die sich in der Regel wiederholt gabeln.
Schliff: 1972 II 54/1; Golf von Neapel (Italien).

Fig. 7, 8: *Crassethelia suevica* MOUSSAVIAN (Unterkreide). Der Thallus besteht aus einem *Pseudolithothamnium*-ähnlichen Basalgewebe (Hypothallus) und einem mächtigen, einheitlich ausgebildeten Perithallus, der an den Perithallus von inkrustierenden Corallinaceen erinnert. In Fig. 7 können der Hypothallus (unten, über *Parakymalithon phylloideum)* und der Perithallus (oben) beobachtet werden, während in Fig. 8 nur der Perithallus zu sehen ist.
Schliff: 1984 XX 1/2 (Holotypus); oberer Schrattenkalk (Helvetikum) am Grünten (Allgäu), Unter-Apt.

Tafel 2

Peyssonneliaceen der Kreide und des Paläogen

Fig. 1: *Crassethelia suevica* MOUSSAVIAN (Unterkreide) mit *Pseudolithothamnium*-ähnlichem Hypothallus (unten), einheitlich ausgebildetem, mächtigem Perithallus und Sporangien (oben).
Schliff: 1984 XX 91/7; Alb-Geröll aus dem Gosaubecken von Oberwössen (Chiemgau).

Fig. 2, 3: *Pseudolithothamnium album* PFENDER (Unterkreide – Miozän) in mehreren aufeinanderfolgenden Krusten. Jede Kruste besteht aus einem, durch eine Zentralschicht gekennzeichneten Basalgewebe und einem, aus einer bis mehreren scharf ausgeprägten Lagen aufgebautem Kortikalgewebe. Diese Art unterscheidet sich von *Ethelia fosliei* durch die größeren, hohlraumartigen Zellen im Bereich der Zentralschicht und durch die eigentümliche Struktur ihres Kortikalgewebes.
Schliff: 1984 XX 1209/4; Korallen-Algen-Riff des Eisenrichter Steins (SE Bad Reichenhall, Oberbayern); Obereozän.

Fig. 4, 5: *Pseudolithothamnium albiforme* n. sp. (Unterkreide) mit ihrem charakteristischen „Repetitionsthallus". Während der Hypothallus (Fig. 4 unterhalb der Mitte, Fig. 5 unten) den gleichen Strukturaufbau besitzt wie der von *Ps. album,* ist der mächtige Perithallus aus zahlreichen, dünnen und dicken multistromatischen und strukturell undifferenzierten Lagen zusammengesetzt.
Schliff: 1984 XX 91/6 (Holotypus); Alb-Geröll aus dem Gosaubecken von Oberwössen (Chiemgau).

Tafel 3:

Peyssonneliaceen der Kreide und des Paläogen

Fig. 1, 2, 3: *Peyssonnelia praeantiqua* n. sp. (oberste Oberkreide – Unterpaleozän) in vorwiegend transversalen Schnittlagen. In Fig. 1 befindet sich der Thallus im unreifen Stadium, wo noch keine klare Gewebedifferenzierung zu erkennen ist. In Fig. 2 ist der Thallus im reifen Wachstumsstadium und zeigt deutliche Gewebedifferenzierung. Der einschichtige Hypothallus (unten rechts) ist undeutlich ausgebildet, der relativ mächtige Perithallus beginnt sich in mehrere Sprosse zu spalten. Fig. 3 zeigt einen Thallus im späten Wachstumsstadium, wo der Perithallus bereits in mehrere Sprosse gespalten ist.
Schliffe: Fig. 1, 3: 1984 XX 475/1 (Holotypus); Fig. 2: 1984 XX 481/2 (Paratypus); Kambühelkalk (N Ternitz, Niederösterreich); Unterpaleozän.

Fig. 4, 5, 6: *Peyssonnelia antiqua* JOHNSON (Mittelpaleozän – Mitteleozän). In Fig. 4 und 6 können zwei vollständig erhaltene Thalli in longitudinalen bis transversalen Schnittlagen beobachtet werden, die einen undeutlich ausgebildeten, monostromatischen Hypothallus und einen relativ dünnen, strukturell differenzierten Perithallus aufweisen. Fig. 5 zeigt einen, in mehrere Sprosse gespaltenen Thallus im Transversalschnitt.
Schliffe: Fig. 4: 1984 XX 614/2; Thanet-Olistolith aus dem Gosaubecken von Wörschach (Steiermark). Fig. 5: 1983 XX 10/1; Thanet-Geröll der Angerberg-Schichten (Unterinntal, Nordtirol). Fig. 6: 1983 XX 531/1; Ilerd-Geröll der Angerberg-Schichten (Unterinntal, Nordtirol).

Tafel 4

Peyssonneliaceen des Paläogen

Fig. 1, 2, 3, 4: *Peyssonnelia taeniiformis* n. sp. (Maastricht – Mitteleozän) in transversalen und schrägen (Fig. 1, 2) sowie in longitudinalen bis transversalen Schnittlagen (Fig. 3, 4). In Fig. 1 und 2 liegt ein Thallus im jungen Wachstumsstadium vor, wo das Gewebe kaum Differenzierungen aufweist. In Fig. 3 und 4 dagegen sind die dünnen Thalli bereits im ausgewachsenen Stadium: Aus einem deutlich ausgebildeten Hypothallus gehen kurze Zellfäden hervor, die sich nach oben in 3 bis 4 Fäden mit extrem abgeflachten Zellen teilen.
Schliffe: Fig. 1, 2: 1984 XX 609/1; Thanet-Olistholith aus dem Gosaubecken von Wörschach (Steiermark). Fig. 3: 1984 XX 606/2 (Holotypus); Thanet-Olistholith aus dem Gosaubekken von Wörschach (Steiermark). Fig. 4: 1983 XX 10/1 (Paratypus); Thanet-Geröll der Angerberg-Schichten (Unterinntal, Nordtirol).

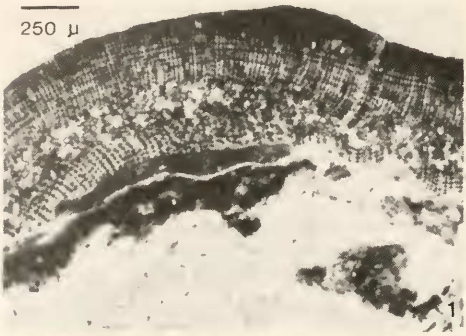
Fig. 5, 6, 7, 8: *Peyssonnelia bistrata* n. sp. (Mittelpaleozän) in unterschiedlichen Schnittlagen. Die charakteristischen Merkmale dieser Art sind in Fig. 6 und 7 gut zu sehen, wo der Thallus stellenweise longitudinal geschnitten ist: Der monostromatische Hypothallus ist undeutlich ausgebildet. Der untere Teil des mächtigen Perithallus ist aus bogigen, nach oben sich mehrfach teilenden Zellfäden aufgebaut, während der obere, sich scharf abhebende Teil ein feinmaschiges und zoniertes Gewebe aufweist. In Fig. 5 (links) und Fig. 8 ist zu beobachten, daß sich der obere perithalliale Teil durch vegetatives Wachstum zum neuen Sproß weiterentwickelt.
Schliff: 1983 XX 8/8 (Holotypus); Thanet-Geröll der Angerberg-Schichten (Unterinntal, Nordtirol).

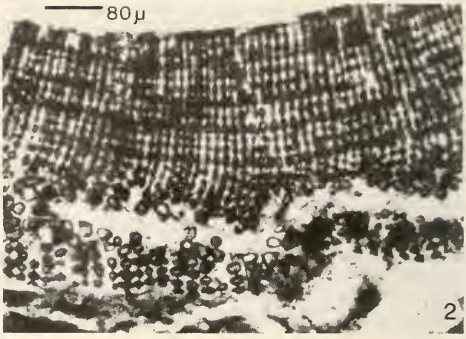
Tafel 5

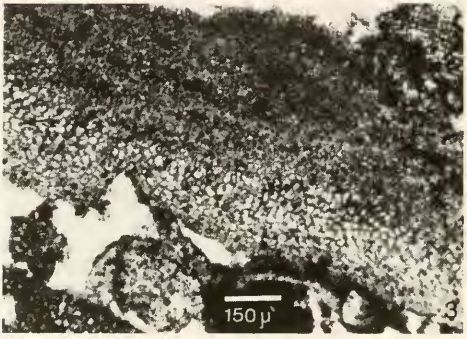
Peyssonneliaceen des Eozän

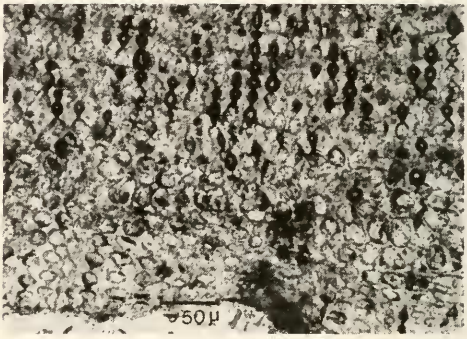
Fig. 1, 2, 3, 4, 5: *Peyssonnelia reposita* n. sp. (Mitteleozän-Oligozän) mit ihrem „Repetitionsthallus" in transversalen bis longitudinalen Schnittlagen (Fig. 1–4) und in horizontal bis schräg geführter Schnittlage (Fig. 5). Fig. 1, 4: Zwei junge Thalli, die aus mehreren, nach demselben Muster aufgebauten, aber strukturell noch wenig differenzierten Zuwachszonen zusammengesetzt sind. Fig. 2: Die einzelnen Thallusteile sind im Begriff, sich zu jungen Sprossen auseinanderzuentwickeln. Fig. 3: Der basale Teil ist bereits im ausgewachsenen Zustand und besteht aus einem monostromatischen Basalgewebe und daraus hervorgehenden, sich nach oben wiederholt teilenden Zellfäden. Die oberen Teile sind dagegen noch im unreifen Zustand und zeigen wenig Gewebedifferenzierung. Fig. 5: Die Zellfäden zeigen eine radial strahlende bis fächerförmige Anordnung im Horizontalschnitt (im Bild rechts).
Schliffe: Fig. 1: 1984 XX 912/1 (Paratypus); Corallinaceen-Kalk des Helvetikum aus dem Rohrdorfer Steinbruch (Neubeuern, Oberbayern); Obereozän. Fig. 2, 3, 4, 5: 1964 XX 16/2 (Holotypus); Korallen-Algen-Riff des Eisenrichter Steins (SE Bad Reichenhall, Oberbayern); Obereozän.

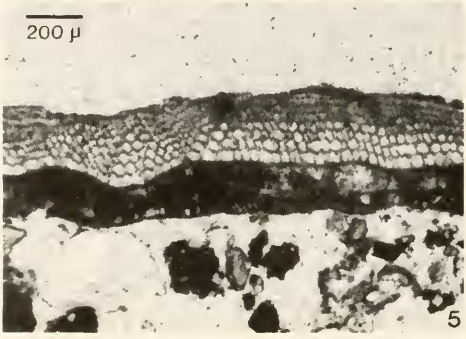
Fig. 6: *Peyssonnelia rara* n. sp. (Obereozän) in transversaler bis longitudinaler Schnittlage. Das Basalgewebe ist deutlich ausgebildet. Der untere perithalliale Teil besteht aus regelmäßig angeordneten, sich nach oben meist dichotom teilenden Zellfäden. Der obere Teil zeigt ein mehr oder weniger einheitliches feinmaschiges Gewebe.
Schliff: 1964 XX 16/4 (Holotypus); Korallen-Algen-Riff des Eisenrichter Steins (SE Bad Reichenhall, Oberbayern); Obereozän.

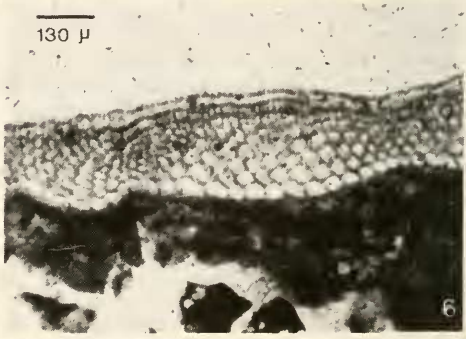

250 µ
1

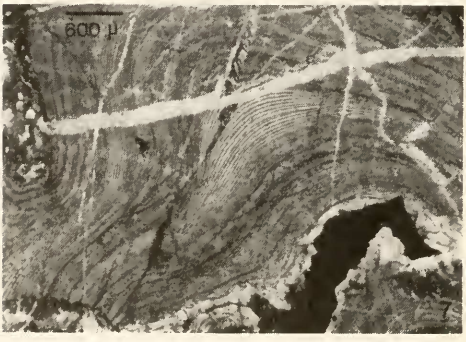

80 µ
2

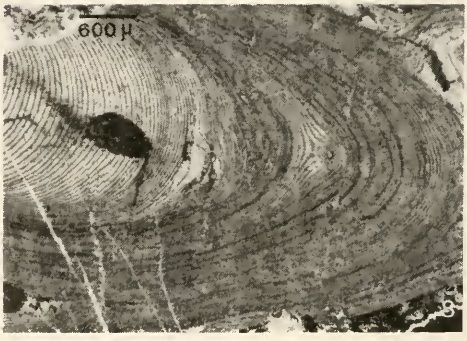

150 µ
3


50 µ
4

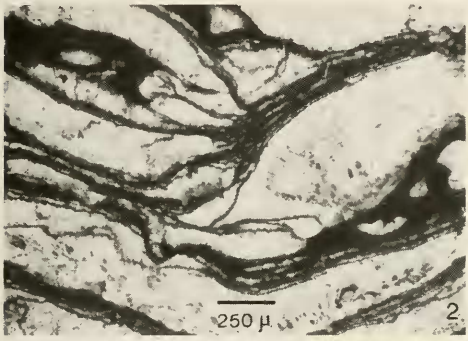

200 µ
5

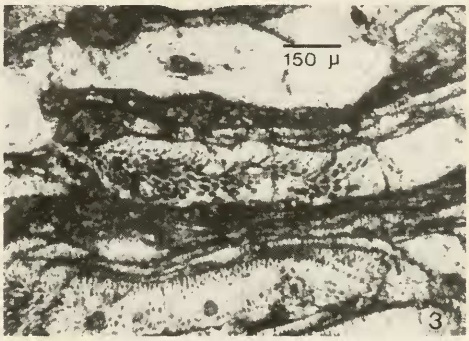

130 µ
6


600 µ
7


600 µ
8

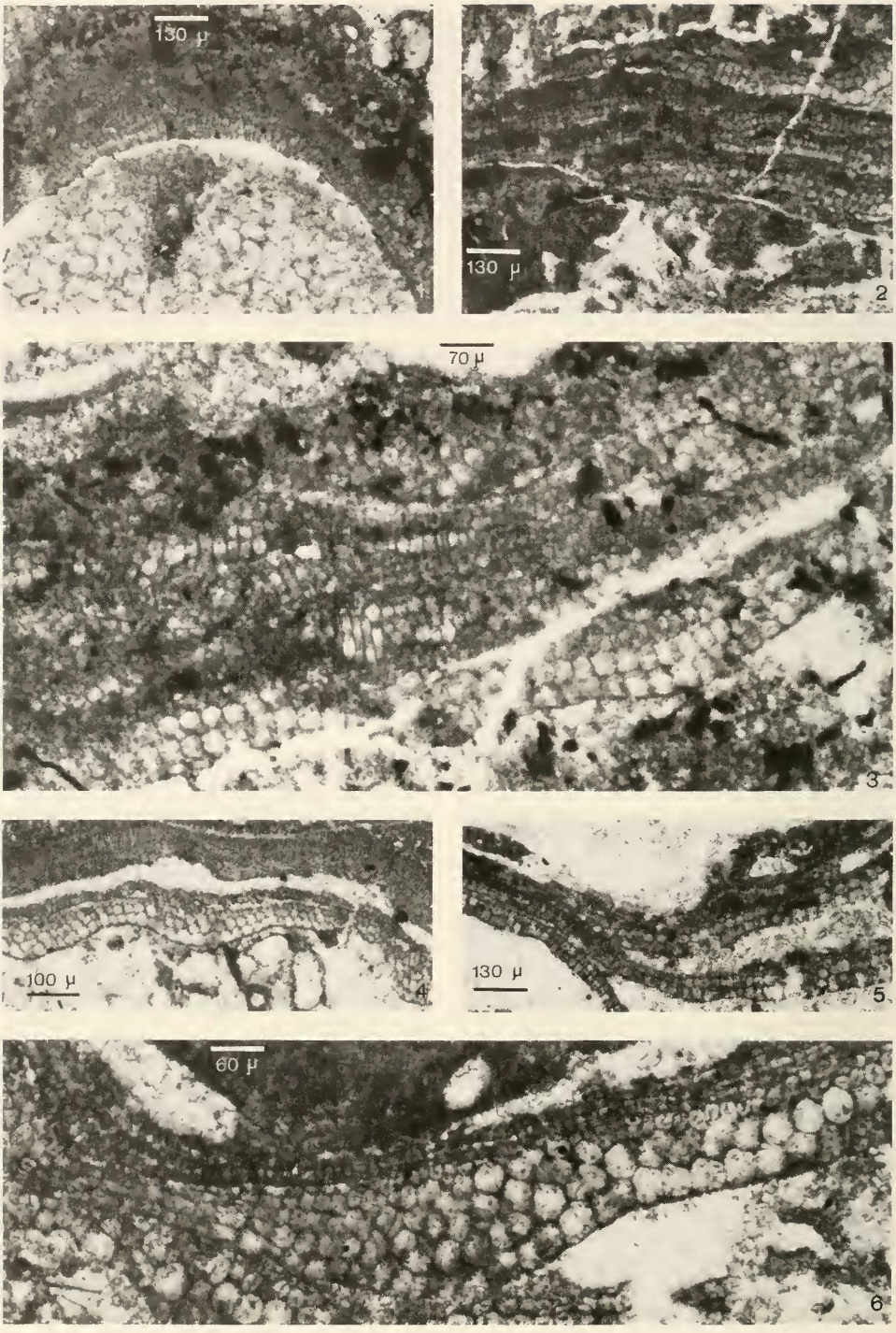
90 µ
1

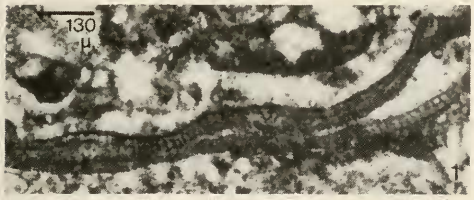

250 µ
2

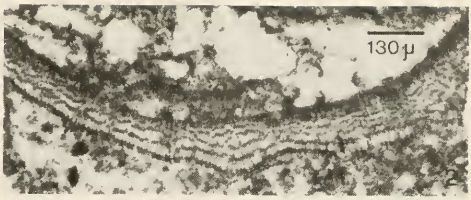

150 µ
3

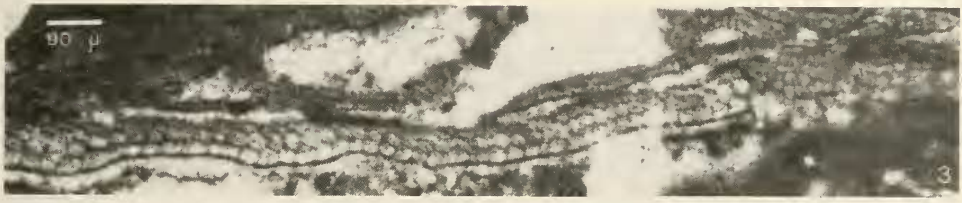
500 µ
4

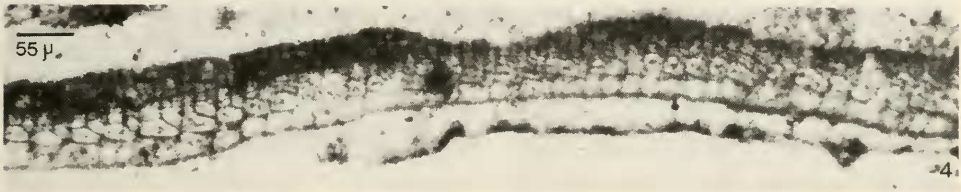
330 µ
5

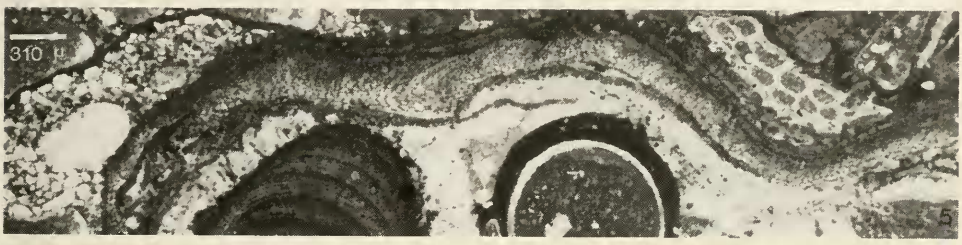

130 µ
130 µ
2
70 µ
3
100 µ
4
130 µ
5
60 µ
6


130 µ
1

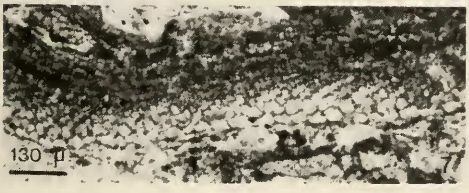

130 µ
2

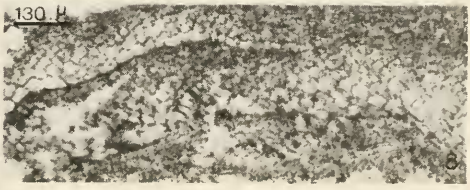

90 µ
3

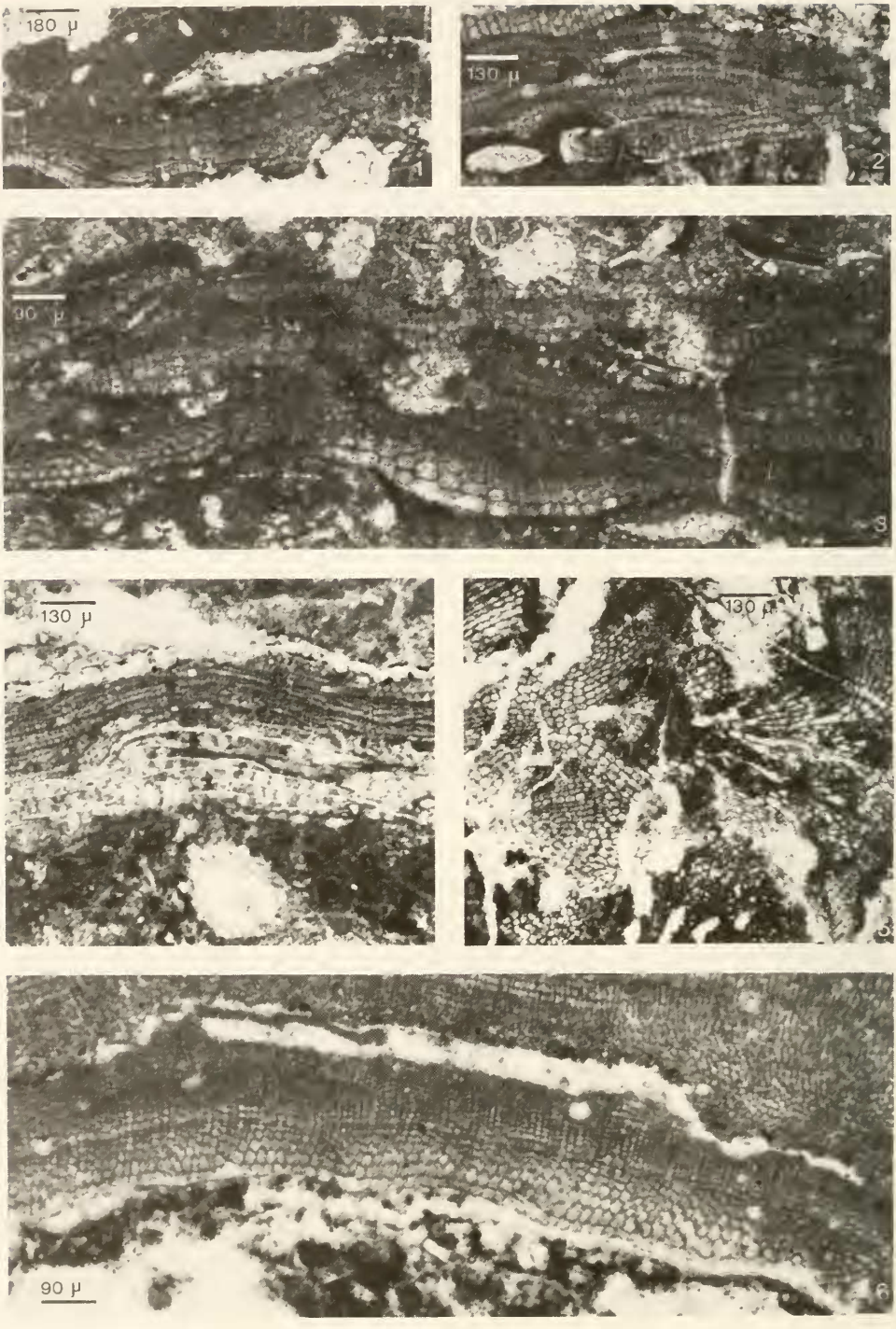

55 µ
4


310 µ
5

80 µ
6


130 µ
7


130 µ
8


180 µ
1
130 µ
2
90 µ
3
130 µ
4
130 µ
5
90 µ
6